

CENTRES TERTIAIRES D'ORIGINE, RADIATIONS ET MIGRATIONS DES FLORES ANGIOSPERMIQUES TROPICALES

André AUBRÉVILLE

AUBRÉVILLE A. — 3.12.1976. Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales, *Adansonia*, ser. 2, 16 (3) : 297-354. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : La distribution actuelle des familles tropicales dans le monde, leurs disjonctions, ne peut s'expliquer que si l'on admet : 1) l'existence permienne d'un monococontin, la Pangée qui réunissait les socles de tous les continents actuels, et qui fut divisé en deux sous-continent, la Laurasie et le Gondwana séparés par une mer, la Téthys, variablement perméable à des migrations de flore; 2) la dérive continentale par extension des fonds océaniques, au Crétacé, où les continents américains du Nord et du Sud, l'Inde, l'Australo-papouasie et l'Antarctide se séparèrent de l'Afrique, avec leurs propres flores et dérivèrent vers leurs positions présentes; 3) un déplacement général vers le nord-est du bloc africain et eurasiatique au Tertiaire, entraînant un déplacement général de leurs flores tropicales suivant celui de l'équateur, et probablement l'évolution de celles qui s'adaptèrent aux nouvelles conditions climatiques et l'extinction d'autres; 4) que ce déplacement vers le nord-est se fit autour d'un centre indomalésien fixe et donc climatiquement stable, le déplacement maximum se produisant en Amérique du nord et dans l'Alaska.

Ainsi se séparèrent au début du Tertiaire une flore tropicale laurasienne américaine-urasiatique-indo-malésienne, dont on ne retrouve en dehors de l'Indo-malésie que des fossiles, et aussi des vestiges adaptés vivants. Les liaisons anciennes entre les éléments de ces flores primitives se firent entre l'Europe, l'Amérique du nord et l'Afrique durant certaines périodes tertiaires ou, suivant les conclusions des géologues et des géophysiciens, ces continents demeuraient soudés avant la séparation définitive.

Des centres d'origine gondwaniens des flores tropicales, au delà du centre primitif laurasien indo-malésien, se formèrent en Afrique occidentale, eux-mêmes longtemps reliés à un centre en Amérique du sud.

Dans l'hémisphère oriental, avant et après la dérive, s'établirent les centres d'origine de la flore australo-papoue, d'où est originaire notamment la flore capienne de l'Afrique du sud. De même certaines flores migrèrent par la voie australe du continent de l'Antarctide et atteignirent l'Amérique du sud, et ensuite l'Amérique du nord par la voie andine. Les possibilités géographiques et climatiques de ces migrations sont étudiées toujours en tenant compte des conclusions des géologues.

Entre toutes ces flores laurasiennes et gondwaniennes isolées par le morcellement de la Pangée, des liaisons purent encore se faire au Tertiaire à certaines périodes, par exemple : entre les deux Amériques, entre les flores eurasiatique et africano-malgache, au travers du Sahara et vraisemblablement aussi par l'Afrique orientale.

Cette histoire générale est évidemment très complexe, et la tentative d'explication de l'auteur est limitée par l'insuffisance de la connaissance des flores fossiles, en admettant même que celle de la distribution des flores existantes soit suffisamment établie.

ABSTRACT: Present world distribution of floras implies: 1) a Permian single continent (Pangaea) split later into Laurasia and Gondwana; 2) a Mesozoic general continental splitting and ocean floor spreading; 3) a Cenozoic rotation of the continents north-eastwards around an Indo-Malesian stable center.

These moves account for the formation in the early Tertiary of a tropical Laurasian flora of which, outside Indo-Malesia, only fossils or adapted remnants can be found.

In the southern hemisphere several Gondwanian cradles originated before and during the drift with long-lasting connections between an eastern Australo-Papuan cradle, South Africa and South America through the Antarctic continent.

Later Tertiary migrations between the two Americas, or tropical Africa, Asia and Europe, explain the present intricated distribution of world floras. However, such tentative reconstructions keep strongly limited by a lack of knowledge of fossil floras.

André Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

SOMMAIRE

Introduction.

Flores laurasiennes.

La flore tertiaire tropicale et subtropicale eurasiatique.

Les migrations de certaines flores laurasiennes et eurasiatiques vers le sud et leur évolution conséquente.

La famille des Magnoliacées.

La famille des Juglandacées.

La famille des Ulmacées.

La flore éocène tropicale laurasienne de l'Amérique du Nord.

La flore laurasienne américano-eurasiatico-malésienne.

Le genre *Meliosma* (Sabiacées).

Le genre *Symplocos* (Symplocacées).

La famille des Schisandracées.

La famille des Illiciacées.

Le genre *Alangium* (Alangiacées).

Le genre *Berberis* (Berbéridacées).

Le genre *Prunus* (Rosacées).

Le genre *Nyssa* (Nyssacées).

Le genre *Ilex* (Aquifoliacées).

La flore saharienne tertiaire. Cas du genre *Bombax*.

Des migrations de la flore laurasienne dans le Gondwana et particulièrement à Madagascar. Cas de *Juniperus excelsa*.

Le phylum des Sidéroxylées (Sapotacées).

Le phylum des Buméliées (Sapotacées).

Flores gondwaniennes.

Distribution et migrations de la famille des Césalpinioidées dans le Monde.

Cas de la tribu des Césalpiniées.

Le passage des flores gondwaniennes australes, vers l'ouest par la voie antarctique.
Famille des Wintéracées.

La migration de la flore australo-papoue.

La disjonction africaine.

La flore malgache, mélange gondwanien, africain, malgache, australo-papou et laurasien malésien.

Considérations générales.

Bibliographie.

INTRODUCTION

Depuis longtemps des botanistes naturellement intéressés à la distribution des flores tropicales ont constaté que familles, tribus, et genres se répartissaient très inégalement dans le Monde tropical. Certains sont strictement monocontinentaux, d'autres se retrouvent dans plusieurs continents dans des aires géographiques séparées par des mers et des déserts. Un problème de centres d'origines, de radiations, et de migrations se pose donc. Il est lié aux diverses masses continentales et à leurs déplacements relatifs. Quant aux aires profondément disjointes établies par exemple sur des continents très éloignés les uns des autres, on peut songer à des migrations anciennes de flores, interrompues ici ou là en raison de perturbations climatiques ou orogéniques intervenues dans les temps géologiques. On reconnaît rapidement que les flores se répartissent aussi en flores holarctiques et flores australes, séparées, on ne sait trop pourquoi a priori, par la ligne de l'équateur.

On peut penser aussi à un ou des centres d'origines distincts, d'où familles, genres, auraient rayonné suivant les possibilités géographiques et climatiques, les uns dans l'hémisphère nord, d'autres au contraire austraux. Il est facile aussi de relier, sur une carte où sont indiquées les aires actuelles, toutes celles-ci par des traits représentant des migrations possibles dans des temps plus ou moins anciens. Ces traits peuvent être tracés même au travers des océans; on met alors en cause des migrations possibles à grande distance, fruits et graines passant d'un rivage océanique à un autre, au gré des courants marins, ou des vents, ou des oiseaux. Des faits ont été relevés où effectivement on a constaté que des graines ou fruits de très lointaine provenance avaient échoué sur des plages. Que ces graines aient conservé leur pouvoir germinatif après une longue traversée maritime, cela est moins évident, tout au moins dans certains cas. Que toute une flore comptant en particulier des espèces unisexuées, ait pu être transportée d'un bord à l'autre d'un océan, en conservant une aptitude générale à se réinstaller dans un nouveau territoire est moins crédible. Pour notre part nous ne croyons pouvoir recourir à ce genre d'explications indéfinies et faciles, sauf bien sûr dans le cas où il s'agit par exemple d'espèces de mangrove liées aux rivages des mers chaudes et qui de proche en proche peuvent se déplacer dans le temps sur des distances considérables. Nous en connais-

sons de nombreux exemples. Le genre *Nypa* par exemple, palmier limité aujourd'hui aux îles de l'archipel malais et de Ceylan, fut répandu au Tertiaire en Europe, au Sénégal et en Amérique. La seule question qui reste posée à son sujet est de savoir pourquoi il a disparu de l'Océan atlantique et de l'Europe. La Césalpinioïdée *Intsia bijuga* se trouve sur tous les rivages de l'Océan indien, de Madagascar à la Malésie, à la Nouvelle-Calédonie et au nord de l'Australie. Aucun doute en ce qui la concerne, ce sont les vagues qui de proche en proche, de mangrove en mangrove l'ont portée avec le temps sur des étendues marines considérables. Mais tous ces cas, quoique relativement nombreux, ne sont que cas particuliers. Les transports par les animaux, les oiseaux notamment, expliquent aussi beaucoup de cas de dispersion d'espèces, même sur de grandes distances. Mais ici nous nous préoccuons des migrations possibles de flores entières, lesquelles à notre avis ne peuvent se faire que par voies terrestres.

On a alors aussi proposé des déplacements par voies terrestres, le long de sortes de ponts intercontinentaux pouvant relier des continents à certaines époques géologiques. Il en existe des exemples actuels bien connus, celui de l'Amérique centrale par exemple qui relie les deux Amériques du nord et du sud. Dans les limites du périmètre d'un grand archipel, on peut aisément aussi concevoir des déplacements d'île en île, comme il s'en est produit par exemple dans les îles Caraïbes ou dans celles de l'archipel malésien, permettant des échanges entre les flores des deux Amériques et entre la flore de l'Est asiatique et la flore australo-papoue. L'hypothèse des ponts intercontinentaux est aujourd'hui abandonnée depuis que le fond des océans a fait l'objet depuis quelques années de multiples sondages, et de l'adoption générale d'un concept d'une Pangée initiale, berceau de toutes les flores primitives, et désarticulée au Crétacé.

Ce sont les sondages du fond des océans qui depuis 1960 environ ont apporté une véritable révolution dans les conceptions des géophysiciens, déclenchant bientôt celle des phytogéographes. Le fondement de la théorie, admise aujourd'hui unanimement semble-t-il, est qu'au Permien, il y a quelques 200 M.A., tous les continents étaient réunis en un seul, la Pangée, puis, qu'à l'époque du Jurassique inférieur, il y a 180 M.A., un démembrement du monococontin se produisit, libérant en des temps divers tous les actuels continents. L'Amérique du nord se détachait de l'Europe, l'Amérique du sud de l'Afrique, un bloc Antarctide-Australasie soudé longtemps à l'Afrique du sud s'échappait d'abord vers le nord-est, avant de se diviser lui-même; l'Antarctide dérivait vers sa position actuelle, et l'Australasie continuant sa dérive venait buter contre l'extrémité malésienne de l'Asie du sud-est. L'Inde qui était un morceau de l'Afrique orientale s'en écartait et dérivait vers l'Asie à sa place actuelle, provoquant le gigantesque soulèvement de l'Himalaya. Tel fut, sommairement, le schéma du démembrement de la Pangée. Celle-ci était d'ailleurs déjà dédoublée en deux continents géants, séparés par une mer, la Mésogée ou Téthys, dont l'actuelle Méditerranée est le vestige. Au nord, l'Asie, l'Europe, l'Amérique du Nord constituaient la Laurasie boréale; le reste du monde, le Gondwana austral, comprenait, après la désarticulation commencée au Crétacé inférieur, l'Afrique, l'Amé-

rique du sud, l'Inde avant sa dérive vers l'Asie, l'Antarctide fondement de l'actuel inlandsis sud, et les terres australasiennes (australopapoues).

Il ne restait plus qu'à relier les deux Amériques par l'Amérique centrale. En gros, le Monde géophysique moderne était alors formé.

Au début de ce siècle, un physicien génial, WEGENER, avait eu cette conception d'un continent unique, rassemblant toutes les terres puis, leur détachement continent par continent. Elle ne souleva que des objections et s'effaça dans l'indifférence générale, même des spécialistes les plus éminents. Cependant, étant encore dans l'ignorance du bouleversement qu'apportait l'étude du fond des océans, en 1969, dans un essai sur la distribution et l'histoire des Angiospermes nous exprimions notre conviction que les radiations des flores dont nous constatons les effets par la connaissance de leurs aires actuelles, ne pouvaient s'être produites que par des voies terrestres et que le principe de la théorie wégenérienne pouvait seul apporter le fondement d'une explication scientifique. Nous écrivions alors « Nous sommes donc ramenés à l'hypothèse de WEGENER, raisonnant en phytogéographe et biologiste, à cette construction de l'esprit si simple qu'on l'a qualifiée de simpliste, alors qu'elle est simplement géniale... Nos arguments sur la nécessité d'un groupement primitif des flores sont en effet aussi valables que d'autres... nous avons été conduit, en dépit d'une résistance intérieure due à un préjugé défavorable né presque inconsciemment des multiples critiques adressées à l'hypothèse de WEGENER, à admettre une telle hypothèse comme la seule satisfaisante pour des phytogéographes ».

Depuis, les géophysiciens ont donné l'explication du mécanisme de la dispersion des continents par l'expansion du fond des océans, due à des mouvements de convection de l'asthénosphère terrestre, repoussant lentement (plusieurs cm par an) les plaques rigides qui fragmentent l'écorce terrestre, lesquelles portent continents et océans.

L'intuition de WEGENER repose donc maintenant sur des bases mesurables solides qui sont, unanimement ou presque, acceptées. De nombreux ouvrages de géophysique et d'océanographie traitent de cette question capitale. Nous ne pouvons nous y attarder. Nous nous présentons en phytogéographe à qui un monde nouveau s'est ouvert aux investigations, aux recherches, aux hypothèses. Partout dans le Monde, botanistes, paléobotanistes et palynologistes se sont lancés sur ces pistes nouvelles.

La découverte du magnétisme terrestre rémanent devait presque en même temps apporter le complément de preuves indispensables, en permettant par la mesure du magnétisme rémanent de certaines roches ayant été portées autrefois à de hautes températures (aimantation thermorémanente), de déterminer leurs coordonnées terrestres à l'époque où elles étaient sorties du feu de la terre. Les physiciens purent alors suivre les déplacements des continents à la surface du Globe durant les temps géologiques, par des mesures expérimentales du magnétisme rémanent de ces roches anciennes, et l'emploi d'ordinateurs.

En quelques années, depuis 1970 surtout, les études surgissent pour proposer sur des données nouvelles, des explications de la distribution des flores. Des modèles nouveaux de la terre aux époques géologiques, tenant

compte des faits géologiques et du paléomagnétisme, sont proposés. Botanique, nous ne pouvons apporter que des faits phytogéographiques. Logiquement toute tentative de reconstitution de la distribution des terres aux différentes époques géologiques, doit permettre des explications plausibles de la répartition des flores actuelles et des flores fossiles autant qu'elles sont suffisamment connues. Les reconstitutions des géophysiciens sont finalement soumises au critère des phytogéographes. La bonne concordance des faits constatés séparément par les uns et les autres est la meilleure preuve de la validité des résultats. SCHUSTER (1972) a même écrit que les nécessités biogéographiques s'imposent avant les évidences géologiques.

Une discrimination préliminaire s'impose dans l'histoire des différentes flores du Globe; certaines sont dites laurasiennes parce qu'elles sont issues de la Laurasia. D'autres sont gondwaniennes parce que leur berceau fut dans l'ancien continent du Gondwana. Entre ces deux supercontinents primitifs s'étendait la Mésogée (Téthys), mer allongée sensiblement suivant un parallèle terrestre, mer parfois très vaste, obstacle à des propagations de flores, parfois étroite ou parsemée d'îles qui au contraire permettaient des passages de flores, comme il y a encore dans la Méditerranée, Baléares, Corse, Sardaigne, Sicile, Malte, Chypre, etc... Les découpures du rivage de la Mésogée, ses périodes d'ouverture et de fermeture, sont mal connues encore aujourd'hui et les passages transmésogéens de certains groupes floristiques dans le cours des temps demeurent toujours problématiques.

La séparation entre flores laurasiennes et flores gondwaniennes ne fut pas absolue. Des apports des flores gondwaniennes en Laurasia sont parfois évidents comme par exemple la soudure à l'Asie du sud du semi-continent indien détaché de l'Afrique du nord-est, et celle de l'Australasie en fin de dérive butant contre le plateau malésien. En sens contraire, les passages transmésogéens de flore laurasienne de l'Eurasie à l'Afrique sont vraisemblables ou sûrs parfois; de même en Afrique orientale, il y eut des coulées de flore laurasienne eurasiatique qui se reconnaissent encore jusque dans la flore malgache.

L'Asie du sud-est et la Malésie (archipel malais) ont aujourd'hui une flore primitive mixte laurasienne d'origine et gondwanienne d'introduction. La Nouvelle-Guinée géologiquement partie de l'Australasie gondwanienne a été envahie par une flore laurasienne, dans le bas pays et surtout en montagne. L'Australie du nord-est également, mais dans une moindre mesure.

L'Europe, l'Amérique du nord et l'Asie étaient et sont demeurées laurasiennes. L'Afrique continentale est essentiellement un bloc gondwanien; de même que l'Amérique du sud.

A partir de la connaissance des aires actuelles et autant que possible de celle des flores fossiles nous exposerons nos vues sur les grands problèmes phytogéographiques qui se posent sur la Terre. Nous n'ignorons pas les insuffisances de notre documentation de base. Il faudrait pour relier dans le passé des flores vivantes affines mais aujourd'hui séparées, la connaissance des vestiges fossiles des flores qui ont jalonné autrefois les voies de migration. Les progrès de la paléobotanique sont lents parce que difficiles à acquérir, et les résultats de certains paléobotanistes sont souvent contestés

par d'autres paléobotanistes même lorsqu'ils se limitent à l'étude des flores fossiles tertiaires sans oser aller en deçà. La comparaison des flores fossiles plus anciennes (crétacées) avec les flores tertiaires et plus encore avec les flores modernes est reconnue en effet encore plus difficile et aléatoire (DOYLE). De sorte qu'il peut paraître aventureux en particulier de déterminer la position d'éventuels centres d'origines de différentes flores. Il nous paraît logique et incontestable que certains furent laurasiens et d'autres gondwaniens.

Nous avons aussi été tenté, depuis 1969, par un postulat d'après lequel les flores primitives d'Angiospermes se seraient d'abord individualisées dans les régions tropicales et subtropicales, c'est-à-dire que la position de l'équateur, variable sur les continents avec la mobilité de ceux-ci, aurait commandé l'apparition des centres d'origine et de leurs radiations dans le temps. Les actuelles flores tempérées dériveraient en conséquence des flores tropicales primitives. Nous rejoignons ici les conceptions d'AXELROD. Si nous considérons d'autre part, qu'en raison d'un mouvement général vers le nord de la Pangée, l'équateur après avoir occupé des positions à haute latitude dans l'hémisphère boréal, sera « descendu » apparemment vers des latitudes plus basses, à des époques correspondant probablement à la naissance puis à l'expansion des Angiospermes, nous sommes amenés à penser, très hypothétiquement certes, que des centres d'origines laurasiens holarctiques tropicaux furent les plus primitifs (Amérique du Nord, Europe, Asie) puis, toujours en rapport avec les positions de l'équateur traversant le Gondwana du nord au sud, d'autres centres indépendants se formèrent, ceux-ci véritablement gondwaniens. Il y eut aussi simultanément de la part des flores laurasiennes tropicales une tendance normale à suivre vers le sud, le mouvement de l'équateur. L'observation de certaines aires actuelles des familles d'origine laurasienne montre bien parfois cette division entre des groupes floristiques qui ont survécu et se sont adaptés pour une part à des conditions climatiques tempérées ou même froides et pour une autre part ceux qui ont migré et évolué dans de nouvelles régions en voie de tropicalisation, toujours en suivant l'équateur, mais en retrait. Nous avons déjà exposé cette hypothèse sur les origines polytopiques des Angiospermes (1974 a-c).

Plus loin nous donnerons des exemples de genres très répandus et très connus, considérés comme des représentants typiques incontestés de la flore tempérée subarctique, dont les aires actuelles cependant marquent des tendances déjà anciennes à un déplacement vers le sud, c'est-à-dire vers des régions subtropicales, ces déplacements étant au surplus en rapport avec des évolutions morphologiques (*Quercus*, *Juglans*, *Ulmus*).

La division des flores en Flore laurasienne et Flore gondwanienne est un concept phytogéographique et aussi systématique. Il est raisonnable d'imaginer que dans la Pangée, les ancêtres des flores actuelles, évoluèrent et migrèrent suivant les incitations variables dans le temps, des climats et de la géographie. La déchirure de la Mésogée lorsqu'elle intervint séparant une Laurasia d'un Gondwana, sépara physiquement des groupes botaniques laurasiens et des groupes gondwaniens, qui évidemment n'étaient pas né-

cessairement distincts systématiquement, mais les évolutions indépendantes qui ne purent manquer d'intervenir dans chacun des deux grands demi-continent, ne purent avoir d'autre résultat que d'individualiser dans chacun d'eux de nouvelles flores, les unes donc véritablement laurasiennes et les autres gondwaniennes, abstraction faite des relations qui purent s'établir entre elles à la faveur de liaisons transmésogéennes transitoires. Ceci explique que dans les descendance actuelles des flores pangéennes, il y a des familles, tribus, genres qui sont spécifiquement laurasiens ou gondwaniens, mais aussi que certains groupes systématiques ont pu persister dans les flores modernes qui sont partiellement laurasiens et partiellement gondwaniens.

Nous citerons l'exemple des deux familles des Sapotacées (1973) et des Bombacacées (1975 b), surtout gondwaniennes mais avec des parties laurasiennes.

SAPOTACÉES :

Tribu des Madhucées, exclusivement indo-pacifique et laurasienne.

Tribu des Palaquiées, exclusivement laurasienne d'origine, mais des intrusions en Australo-papouasie.

Tribu des Manilkarées, gondwanienne, mais irradiations dans toute la zone tropicale actuelle (Asie, Océanie).

Tribu des Mimosopées, gondwanienne (strictement africaine), en dépit d'une unique espèce de *Mimusops* des régions maritimes, en Asie et Océanie.

Tribu des Sidéroxylées, origine probable malgache (gondwanienne), Afrique et Asie.

Tribu des Sarcospermées, laurasienne.

Tribu des Kantouées, gondwanienne.

Tribu des Lecomtédoxées, gondwanienne, mais un genre laurasien.

Tribu des Planchonellées, gondwanienne, exception du genre *Planchonella* plutôt laurasien.

Tribu des Poutériées, gondwanienne.

Tribu des Chrysophyllées, gondwanienne.

Tribu des Malacanthées, gondwanienne.

Tribu des Omphalocarpoïdées, gondwanienne.

BOMBACACÉES :

Tribu des Durionées, laurasienne.

Tribu des Adansonées, gondwanienne, sauf le genre *Bombax* d'origine laurasienne.

Tribu des Matisées, Catostemmatées, Hampées, Ceibées, toutes gondwaniennes.

Ajoutons que des fossiles de Sapotacées et de *Bombax* sont signalés en Europe, ce qui prouve que ces familles eurent bien au Tertiaire certaines attaches laurasiennes.

FLORES LAURASIENNES

Sous ces réserves la division des flores en deux groupes gondwanien et laurasien correspond bien à une réalité phytogéographique et taxonomique, mais l'attribution d'une famille systématique particulière à l'un ou l'autre de ces 2 groupes doit être soigneusement motivée; il est préférable dans certains cas de considérer des groupes taxonomiques plus petits que la famille qui se placent plus aisément dans l'un ou l'autre groupe.

LA FLORE TERTIAIRE TROPICALE ET SUBTROPICALE EURASIATIQUE

Nous disposons d'une preuve éclatante de la tropicalisation de l'Europe à l'Éocène inférieur, avec les 350 espèces fossiles de la « London Clay Flora » étudiée par REID & CHANDLER (1933) et CHANDLER (1954). 11 % des fossiles reconnus dans ces argiles éocènes appartiennent à 5 familles exclusivement tropicales : Nypacées, Burséracées, Icacinacées, Flacourtiacées, Sapotacées, et 32 % à 14 familles aujourd'hui largement tropicales, Palmiers, Olacacées, Annonacées, Méliacées, Lauracées, Anacardiées, Eléocarpacées, Apocynacées, etc...

Dans la « Genèse de la Flore terrestre » de A. L. GUYOT (1948) l'auteur passe en revue les flores fossiles connues en Europe. Les flores tropicales sont largement représentées dans les dépôts tertiaires. G. DE SAPORTA et d'autres ont reconnu des mélanges de flores subtropicales et tropicales, principalement des Lauracées, Moracées, Sterculiacées, *Magnolia*, Araliacées, *Juglans*, etc... dans le Bassin Parisien. FRIDEL a trouvé des Palmiers de grande taille. Partout les Palmiers abondent à la limite de l'Éocène et de l'Oligocène. Dans des dépôts près de Darmstadt en Hesse, explorés par ENGELHARDT est signalé un ensemble très diversifié de 323 Dicotylédones, 9 Conifères, 12 Monocotylédones. Parmi les Dicotylédones je remarque ces genres tropicaux : Sapotacées (*Mimusops*), *Bombax*, *Sterculia*, *Grewia*, *Carya*, *Mangifera*, *Laurus*, *Vitex* et, en mélange, des *Magnolia*, chênes, puis remarquablement aussi des Césalpiniacées dont *Casalpinia*, *Cercis*, *Bauhinia*. Dans les gypses d'Aix, parmi des formes ancestrales des espèces provinciales actuelles, DE SAPORTA découvre, dans la flore de la fin du Tertiaire, des *Diospyros*, *Myrica*, *Celastrus*, *Magnolia*, *Bombax*, *Sterculia*, *Sapindus*, *Pittosporum*, *Laurus*, etc...

On peut être étonné de trouver partout en mélange des genres de l'actuelle zone tempérée et des genres nettement tropicaux. Cela peut s'expliquer parce qu'il est probable que beaucoup de genres actuellement exclusivement tempérés étaient au Tertiaire représentés par des espèces tropicales aujourd'hui disparues. Les climats étaient différents, mais l'écologie ne peut être en défaut. Les chênes mélangés aux Sapotacées, *Bombax*, etc... étaient sans doute des chênes tropicaux aujourd'hui disparus.

Citons encore quelques résultats récents de prospections palynologiques

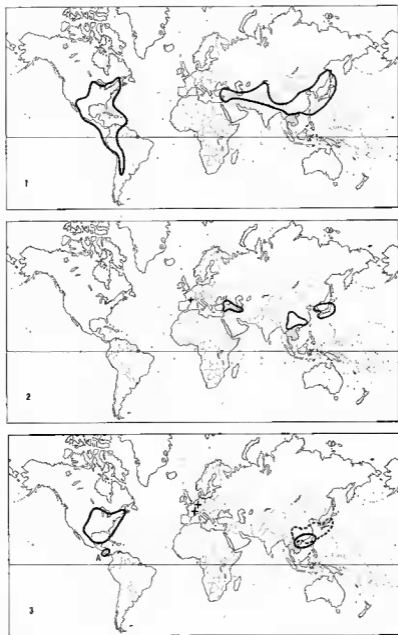
en France. Dans les formations paléogènes sous-marines de la Manche orientale étudiées par AUFFRET & GRIVAS-CAVAGNETTO (1975) ont été relevées les séries suivantes : *Engelhardtia*, *Platycarya*, *Carya*, Juglandacées, Tiliacées, Palmiers, Fagacées, Aquifoliacées, Nyssacées, Flacourtiacées, Acéracées, Sapotacées, Ulmacées, Myricacées; nous insistons sur celles qui rappellent étonnamment certaines séries actuelles de Juglandacées de l'Asie du SE et malésiennes : *Engelhardtia*, *Platycarya*, *Carya*. De même dans des analyses polliniques du Plio-Pleistocène dans le sud des grandes Causses (ILDEFONSE, SUC & VERNET, 1976) on retrouve encore les *Engelhardtia*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Nyssa*, *Parrotia*, *Liquidambar*, tous genres qui caractérisent encore les forêts actuelles du SE des U.S.A. Les rapprochements avec la flore du nord de la Floride et du SE des U.S.A. en général sont frappants, par ces genres : *Liquidambar*, *Carya*, *Nyssa*, *Ilex*, *Juglans*, *Liriodendron*, *Magnolia*, etc. Les analyses polliniques de STEFAN MACKO en basse Silésie dans des houilles brunes du Miocène, lui ont fait reconnaître 57 % d'éléments tropicaux et subtropicaux, dont beaucoup rappellent la flore du SE des U.S.A. et de la Floride.

Tous ces genres ne sont plus représentés en Europe occidentale que par des fossiles qui témoignent des liaisons intertropicales qui existèrent à diverses époques du Tertiaire entre flores nord-américaine, européenne et indo-malésienne, mais qui en Europe disparaissent à l'époque glaciaire. Cela nous conduira à considérer un peu plus longuement certaines familles.

LES MIGRATIONS DE CERTAINES FLORES LAURASIENNES EURASIATIQUES VERS LE SUD ET LEUR ÉVOLUTION CONSÉQUENTE

Les ancêtres des genres caractérisant aujourd'hui la flore tempérée de la zone boréale occupèrent au Tertiaire des aires beaucoup plus septentrionales.

Cas du genre *Quercus* (Fagacées) : sur une carte (Pl. 2, 4) de la distribution du genre *Quercus* (SOEPADMO, 1972), on constate d'abord que l'aire actuelle est continue de l'Europe au Japon, traversant l'Iran et longeant l'Himalaya. Elle resurgit en Amérique du nord. Les gîtes fossiles sont très nombreux au nord de l'aire actuelle, dans l'Alaska, au Canada, en Islande et dans toute l'Europe, témoignant de l'extension très ancienne des *Quercus* dans des zones subarctiques. A l'opposé, l'aire actuelle se prolonge par places en pleine zone tropicale, dans l'Asie du SE et dans certaines îles malésiennes. En Amérique, le genre *Quercus* a pénétré dans toute l'Amérique centrale puis, par l'étroit couloir qui se présente au sud du Mexique, en Amérique du sud où il a progressé en suivant les chaînes de montagnes jusque dans le nord de la Colombie. Les chênes sont particulièrement nombreux dans cette partie occidentale de l'aire du genre surtout en montagne; on signale même une espèce mêlée à la flore tropicale des terres basses du Mexique. Dans l'ensemble les migrations du genre depuis les terres subarctiques vers les terres tropicales sont bien marquées.



Pl. 1. — Aires de répartition : 1, *Juglans*; 2, *Pterocarya* (+ fossiles en Europe); 3, *Carya* (+ fossiles en Europe), et *Platycarya* (tirets).

LA FAMILLE DES MAGNOLIACÉES

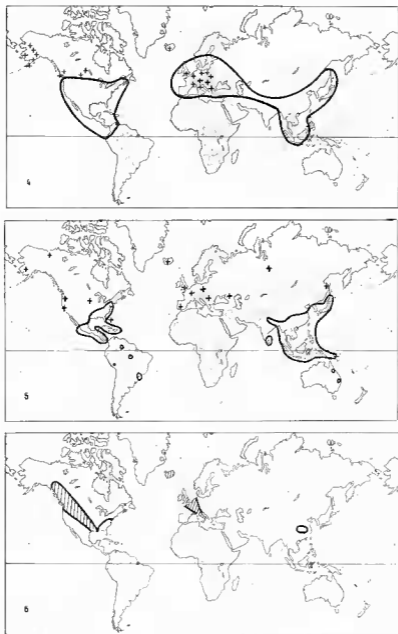
Considérée comme une des familles les plus primitives des Angiospermes, la distribution des espèces vivantes (40 genres) et fossiles offre une démonstration presque complète de l'histoire géologique et contemporaine de la Flore laurasienne. Les fossiles abondent de l'Alaska aux U.S.A., en Islande, en Europe, Russie, Sibérie, en Mandchourie (face à l'île Sakhaline). Leur ligne générale se relie aux aires principales actuelles qui ont atteint des limites en zone tropicale ou subtropicale nettement plus méridionales que les aires fossiles. Aux U.S.A. les Magnoliacées, comptent encore 8 espèces de *Magnolia* et un *Liriodendron* (Pl. 2, 6) dans le sud-est du pays, témoins de l'ancienne occupation du pays. La famille couvre tout le Mexique et les Grandes Antilles. Des petites aires isolées, d'après DANDY (1968) (Pl. 2, 5) s'observent encore en Amérique du sud, jusque dans le sud du Brésil (genre *Talauma*). La migration des Magnoliacées vers l'Amérique du sud se produisit au Miocène moyen lorsque la connection entre les deux Amériques fut bien établie.

L'Europe ne connaît plus que des fossiles. Aucun représentant de la famille, ni fossile, ni vivant, n'est signalé en Afrique.

L'aire s'épanouit à nouveau en Chine et en Indomalésie. Nous avons rectifié d'après SAUER & EHRENDORFER (1970) un croquis de l'aire de la famille que nous avons publié dans *Adansonia* (1974 b). L'aire se prolonge en effet en Nouvelle-Guinée et en outre sous forme de deux îlots, sur la côte Est de l'Australie.

Apparaissent donc particulièrement bien sur la carte de la distribution des Magnoliacées, les vestiges de la flore laurasienne primitive en Amérique du nord, Europe et U.R.S.S., ainsi que les centres de distribution actuels qui ont poussé quelques éléments plus au sud en Amérique du sud et en Australie. Entre ces centres s'ouvre le vide de l'Europe et celui intégral de l'Afrique. La chaîne mésozoïque continue de la famille primitive s'est donc renforcée ou enfoncée vers le sud à ses extrémités et elle s'est rompue au centre.

Le cas le plus remarquable est celui du genre *Liriodendron* (Pl. 2, 6). Les fossiles sont très abondants en Amérique du nord, puis en Europe occidentale et en Islande. Le genre est encore vivant dans une petite aire du SE des U.S.A., puis dans une petite aire chinoise. Ces reliques du passé géologique, ces petites survivances américaine et chinoise, font d'abord regretter l'absence d'autres jalons fossiles d'une aire qui traversait la Laurasia tout entière. Mais aussi ne sont-elles pas l'image d'un genre en voie d'extinction qui au Tertiaire fut une des composantes d'une flore tropicale subarctique, et qui dans sa partie la plus septentrionale ne participant pas à la migration générale vers la zone tropicale qui s'était déplacée, ne réussit pas à s'adapter au climat devenu tempéré, ni à migrer plus au sud, ne put non plus supporter des périodes plus froides, et fut ainsi condamnée à dépérir, ceci en dépit de l'apparence quelquefois très belle des grands *Liriodendron* que l'on admire encore.



Pl. 2. — Aires de répartition : 4, *Quercus* d'après SOEPADMO (Flora Malesiana 7, 1972); 5, Magnoliacées (+ fossiles) d'après DANDY (1968), SAUER & EHRENDORFER (1970); 6, *Liriodendron* (aires fossiles hachurées).

LA FAMILLE DES JUGLANDACÉES

Elle est une des plus représentatives de la flore laurasienne eurasiatique. Le genre *Juglans* en Laurasia s'étend depuis la Turquie orientale, le nord de l'Iran, les Républiques soviétiques de l'Asie centrale, la Chine, le Japon et la Mandchourie. Son aire (Pl. 1, 1) pénètre donc nettement en Asie centrale, mais sa limite sud se tient éloignée de l'Océan indien; la Thaïlande et toute l'Indo-malésie sont hors de l'aire. Cette aire paraît donc caractéristique d'une flore tempérée chaude, non tropicale. Ce qui est remarquable est qu'elle s'étire le long et au sud de l'Himalaya, prouvant ainsi la réalité d'un passage possible de l'Est à l'Ouest au sud des hauts massifs montagneux du nord de l'Inde. En Europe, le genre a disparu, mais les fossiles reconnus attestent une ancienne extension de l'aire des *Juglans* jusqu'à l'Océan atlantique.

De l'autre côté de l'Océan atlantique, les *Juglans* occupent une grande partie des U.S.A., toutes les Antilles, l'Amérique centrale et pénètrent en Amérique du sud, suivant la chaîne des Andes jusque dans le nord de la République Argentine. L'Afrique est totalement disjointe, aucun fossile de Juglandacée n'y a été encore reconnu.

L'étude du genre *Juglans* ne peut être dissociée de celles d'autres genres de la famille. *Engelhardtia* contrairement à *Juglans* est indomalésien, comme s'il prolongeait en zone tropicale le genre *Juglans*. Il existe aussi à l'état fossile en Europe occidentale. *Pterocarya* a une aire (Pl. 1, 2) du type de *Juglans*. Cette aire va de la France (fossiles) à l'Eurasie et au Japon, mais elle est découpée actuellement en trois aires séparées : Turquie orientale, Caucase, nord Iran; sud Chine; Japon. Pas de prolongement en Malésie.

Carya (Pl. 1, 3) est réduit à 2 aires disjointes; l'une aux U.S.A., l'autre en Chine du sud; pas de contact avec la Malésie; mais des fossiles en France.

Platycarya (Pl. 1, 3) se répand de la Chine du sud au Japon.

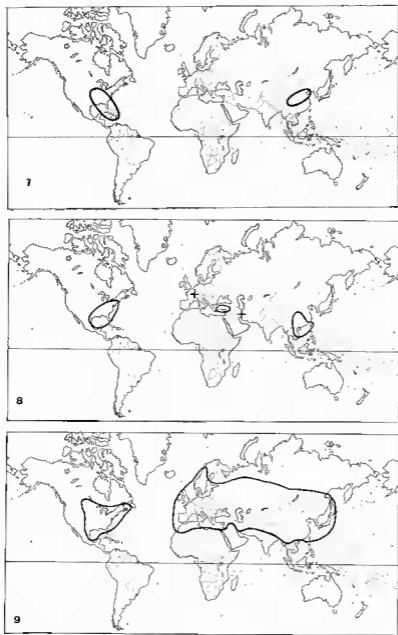
Ce groupe de 5 genres est typiquement laurasien. L'Europe occidentale est aujourd'hui disjointe mais, par ses fossiles elle marque bien la liaison ancienne qui existait entre l'Amérique du nord et l'Eurasie. Seul *Engelhardtia* indique nettement une progression du groupe vers la zone tropicale.

LA FAMILLE DES ULMACÉES

Intéressante également est à signaler la distribution échelonnée du Nord au Sud, de trois genres d'Ulmacées (AUBRÉVILLE, 1974 c).

Les trois genres laurasiens d'Ulmacées, *Ulmus*, *Celtis*, *Aphananthe*, montrent bien par une sorte d'enchaînement de leurs aires, comment celles-ci se sont placées depuis les temps les plus anciens, d'abord envahissant la zone boréale, puis la zone australe.

Ulmus (Pl. 3, 9) appartient, dans l'ensemble, aux zones tempérées et froides. Son aire générale couvre massivement l'est de l'Amérique du nord et plus massivement encore l'Europe et une grande partie de l'Asie. Cependant les limites sud des aires continentales pénètrent la zone subtropicale :



Pl. 3. — Aires de répartition : 7, *Catalpa*; 8, *Liquidambar* (Hamamelidacées, + fossiles); 9, *Ulmus*.

en Amérique, en Floride et au Mexique; en Europe, elles englobent les pays méditerranéens; en Asie elles touchent les frontières nord de l'Inde et de l'Indochine.

Le genre *Celtis* (Pl. 4, 10) marque une translation générale vers le sud des aires type *Ulmus*. Il recouvre encore toute l'Amérique du nord, mais plus au sud aussi le Mexique et s'étale même dans une bande traversant l'Amérique du sud, jusqu'au sud du Brésil.

Dans la région méditerranéenne subsiste le *Celtis australis* (Micocoulier). Son aire est séparée par le vide du Sahara, de tous les autres *Celtis* africains qui s'étendent sur toute l'Afrique et Madagascar.

En Asie le *Celtis* méditerranéen est prolongé vers l'Asie centrale par une bande d'espèces qui envahissent le Japon, toute l'Asie du sud-est et qui, devenues franchement tropicales, s'étalent sur toute la Malésie, la Mélanésie et la Polynésie, jusqu'aux côtes orientales de l'Australie.

Enfin le genre *Aphananthe* (Pl. 4, 11) emprunte toutes ces voies de migrations qui ont donné naissance aux développements successifs sur la Terre des deux genres précédents, mais sans leur ampleur. Il s'étire maigrement, dessinant sur nos cartes une aire très déchiquetée qui serait très difficile à interpréter si les deux autres genres ne suggéraient par l'examen des leurs par quelles voies les extensions ont pu se faire. *Aphananthe* est formé de trois flux laurasiens :

1) Un du nord de l'Amérique aboutissant à l'espèce actuelle mexicaine *A. mexicana*.

2) Un de l'Asie antérieure, atteignant l'extrémité nord de Madagascar, — formant l'espèce malgache *A. sakalava* —, quand Madagascar occupait une position nord dans le golfe de Somalie. Par la même voie est venu du nord-est le petit genre isolé *Barbeya*, Ulmacée comme *Aphananthe*, fixé aujourd'hui sur la Somalie et l'Éthiopie.

3) Une 3^e voie provenant de l'Asie centrale atteint le Japon et la Chine, *A. aspera*; l'Asie du sud-est, Inde, Birmanie, Indochine, *A. cuspidata*; puis la Malésie aux Philippines et finalement l'Australie, *A. philippensis*.

LA FLORE ÉOCÈNE TROPICALE LAURASIENNE DE L'AMÉRIQUE DU NORD

La flore de l'Amérique du nord compte de nombreuses reliques d'une flore tropicale, concentrées plutôt vers le sud-est des U.S.A., dont le climat tempéré chaud, à court hiver, est propice à recueillir ces vestiges d'une flore tropicale. L'Europe à cet égard ne présentait pas les avantages du continent de l'outre-atlantique, et les glaciations quaternaires ont été particulièrement dévastatrices pour la flore européenne. La flore du sud-est de l'Amérique du nord ne peut que surprendre un botaniste européen. Je lis encore avec quelque surprise dans mes notes de voyage dans une forêt des Montagnes Bleues des Appalaches du Sud aux confins du Tennessee, de la Géorgie et de la Caroline du sud, l'existence en mélange, dans la flore arborescente, de :

13 espèces de chênes, 7 *Carya* (hickory), 2 noyers (*Juglans*), 1 *Liriodendron* (Tulipier), 5 *Magnolia*, 1 *Nyssa* (Tupelo), 1 *Gleditsia* (Césalpiniées), 1 *Liquidambar* (Hamaméliadacées), 1 *Gymnocladus* (Césalpiniées), 1 mûrier (*Morus*), 1 *Cercis* (Bauhiniées), 1 *Sassafras* (Lauracées), 1 *Cladrastis* (Sopborées), 1 *Symplocos*, 2 *Celtis* (Ulmacées), etc..., parmi un total de 38 genres de feuillus et 6 genres de Conifères. Tous ces genres, sauf le genre *Quercus*, n'existent plus qu'à l'état fossile dans la flore européenne.

J'ai relevé aussi au minimum 130 espèces d'affinités tropicales, arbres et arbustes en Floride dans le « Manual of the Southeastern Flora » de John KUNKEL SMALL. Cela n'est pas étonnant en raison de la proximité des Antilles tropicales.

Quant à la flore fossile, tertiaire, on constate qu'elle s'étend jusqu'à l'Alaska (voir nos croquis des gîtes de *Liriodendron* et de *Magnolia* en Amérique du nord). Le doute pour nous n'est pas permis. L'Amérique du nord fut couverte au Tertiaire d'une flore laurasienne tropicale dont certains genres sont encore vivants en Asie subtropicale du sud-est (*Gleditsia*, *Nyssa*, *Gymnocladus*, *Cercis*, *Symplocos*, *Liriodendron*, etc...). LEOPOLD & MAC GINITIE (1972) ont en particulier signalé la présence dans les Montagnes Rocheuses à la mi-Éocène d'une flore tropicale disparue à la mi-Oligocène¹, vraisemblablement à la suite d'un déplacement d'ensemble de la flore vers le sud. WOLFE (1969, 1975) a également reconnu la présence d'une flore tropicale paléogène en Amérique du nord jusqu'à l'Alaska.

Cette flore tropicale de l'Amérique du nord fut la part occidentale de la flore primitive laurasienne qui traversait la zone boréale d'une extrémité à l'autre de la Pangée, soit d'origine spécifiquement américaine, soit plus ou moins dérivée d'une migration de la flore européenne. Il est peu vraisemblable qu'elle puisse résulter d'un important apport tropical gondwanien sud-américain. Les deux sous-continent furent séparés jusqu'à l'Oligocène (26 M.A.) et leur connection ne fut pleinement établie qu'au Pliocène (5,7 M.A.). On conçoit cependant que des Angiospermes d'origine australe ayant migré de l'Antarctide à l'Amérique du sud aient pu à la faveur des Cordillères andines atteindre l'Amérique du nord.

L'histoire du peuplement végétal de l'Amérique du nord demeure très incertaine. Ceux qui ont étudié ce problème eurent le choix entre plusieurs possibilités de migrations : du nord, de l'est eurasiatique, ou encore de l'Amérique du sud. RAVEN & AXELROD (1974) précisent et proposent même des listes de familles qui purent faire partie de ces migrations : une première liste de 51 familles passées du sud au nord, à l'Éocène, comprenant notamment des familles d'origine australe, telles que Cunoniacées, Eléocarpacees, Protéacées, Wintéracées; une 2^e liste de 55 familles dérivées de l'Eurasia; une 3^e liste de 14 familles confinées dans les régions arides ou semi-arides, telles que celles qui comptent 68 genres endémiques dans les régions sèches du Mexique et les régions adjacentes du sud-ouest des U.S.A. (RZEDOWSKI, 1962, 1973); une 4^e liste de 29 familles qui proviendraient des secteurs septentrionaux de l'Amérique du nord. Parmi elles les Ericacées,

1. Parmi ces genres : *Engelhardtia*, *Bernoullia*, *Thouinia*, *Lindera*.

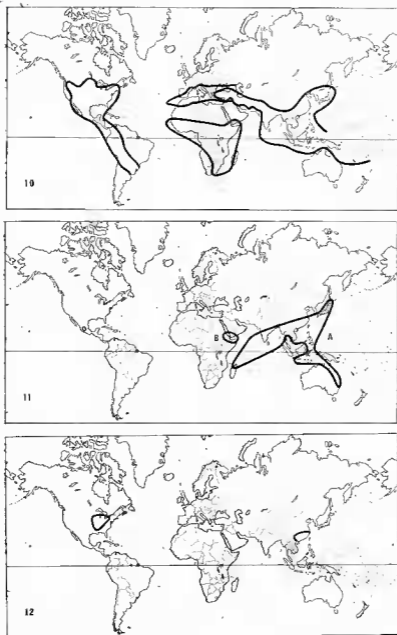
Fagacées, *Juglans*, Magnoliacées, etc.; une 5^e liste de 11 familles également issues de l'Amérique du nord. Toutes ces migrations furent possibles en principe puisque des passages intercontinentaux sont admis par les géophysiciens à différentes époques des ères mésozoïque et cénozoïque. Il est probable aussi que ces flores tropicales d'origines diverses constituèrent un important centre d'évolution spécifiquement nord-américain (SIMPSON, 1951).

LA FLORE LAURASIENNE AMÉRICANO-EURASIATICO-MALÉSIENNE

La Laurasia fut au Tertiaire traversée par une bande de flore tropicale, joignant l'Amérique du nord, l'Europe, l'Eurasie, s'élargissant en Asie du sud-est et formant une poche équatoriale en Malésie. Il n'en reste plus que des vestiges, vivants ou fossiles. Nombreux sont les groupes, familles, genres qui y sont représentés par des aires reliques, plus ou moins étendues. En Amérique du nord, cette flore débordait sur les Antilles et l'Amérique centrale. En Europe et Eurasie il n'en subsiste pratiquement plus que des fossiles. En revanche les aires qui couvrent l'Est et le Sud-Est asiatique avec l'Indo-malésie sont toujours nettement développées, et même quelques-uns de ces groupes constituants très expansifs se répandent dans l'hémisphère sud sur le continent australo-papou, surtout en Nouvelle-Guinée. En revanche, au surplus, les aires asiatico-malésiennes, ont été enrichies d'apports australo-papous, comme nous le préciserons dans un chapitre spécial.

La caractéristique très remarquable de la distribution actuelle de ces familles asiatico-malésiennes est que leurs aires forment dans la zone tropicale et subtropicale et même équatoriale une apophyse évidente, qui contraste avec le vide de l'Asie centrale et de l'Europe où leur ancienne présence n'est plus attestée éventuellement que par des fossiles. La richesse floristique de ces aires orientales, l'archaïsme accentué de certaines de leurs espèces, a fait penser à juste titre à certains botanistes qu'ils étaient là devant le centre d'origine des Angiospermes. De là cette flore asiatico-malésienne aurait envahi, profitant de toutes les possibilités géographiques et écologiques, les espaces asiatiques, européens et même américains, en même temps que son exubérance l'engageait à envahir l'Australo-papouasie, en franchissant la ligne Wallace.

Cette conception du berceau asiatico-malésien des Angiospermes fut celle exposée par A. C. SMITH et par TAKHTAJAN. Ce centre de primitivité de « l'Assam à Fidji » (TAKHTAJAN, 1969) ne fut pas accepté par tous les botanistes, notamment par SCHUSTER, AXELROD, CRONQUIST. Pour eux et pour d'autres, cette région évidemment privilégiée comparativement à d'autres est simplement un centre de survivance de la flore ancienne. C'est aussi notre opinion et nous avons expliqué ce phénomène par la persistance d'un climat tropical, tandis qu'à l'Ouest, les changements climatiques vers le froid, consécutifs au déplacement de la Pangée vers le nord-est, entraî-



Pl. 4. — Aires de répartition: 10, *Celtis*; 11, *Aphananthe* (A) et *Barbeya* (B), Ulmaceés; 12, *Gymnocladus* (Césalpiniée).

naient des migrations vers le sud, et des extinctions pour non acclimatation (1974).

Pour nous, les Angiospermes tertiaires les plus anciennes sont apparues tout au long de la bande équatoriale laurasienne, probablement à des concentrations variant avec les circonstances écologiques et géographiques prévalant au Tertiaire, ou avec des héritages du Secondaire. La stabilité climatologique de l'Extrême-Orient suffit à expliquer le maintien sur place d'éléments parmi les plus archaïques.

L'examen de la distribution de nombreuses familles confirme cette théorie. La plus démonstrative étant celle des Magnoliacées déjà citée plus haut. Rarement des restes fossiles eurasiatiques permettent par la pensée de relier avec sûreté l'Extrême-Orient à l'Europe. Nous avons examiné plus loin le cas des *Meliosma* (Sabiacees). Le genre *Symplocos* est également démonstratif, avec son abondante flore fossile européenne du Pliocène à l'Éocène, et les déplacements des aires américaine et asiatique, vers l'Amérique du sud d'une part, vers l'Australasie d'autre part. Citons encore parmi beaucoup d'autres exemples les Schisandracées et Illiciacées.

En conclusion, peuvent être considérés avec certitude comme des vestiges de la flore tertiaire laurasienne, tous les groupes dont les aires actuelles englobent l'Indo-malésie. Ils sont nombreux. Citons typiquement le palmier de mangrove *Nypa* et le genre *Nyssa*.

Ces cas ne se distinguent de ceux étudiés à propos des Juglandacées que par la persistance prééminente des aires malésiennes à l'extrémité de la chaîne laurasienne primitive, tandis que les Juglandacées (à l'exception d'*Engelhardtia*) se sont tenues largement au nord de l'Océan Indien.

Sur la liaison des flores laurasiennes, au travers de l'Océan atlantique, de l'Europe à l'Amérique du nord, au-delà du fait indiscutable des affinités floristiques, l'explication est donnée par les géophysiciens modernes qui dans la Pangée permienne, soudent l'Amérique du nord à l'Europe et au Groenland jusqu'au Crétacé supérieur, 82 M.A. (AXELROD, RAVEN). Les plateformes européenne et américaine se seraient lentement éloignées jusqu'à l'Éocène supérieur, et des migrations directes de flores auraient été encore possibles jusqu'à 50 M.A.

Les flores modernes boréales de l'Amérique du nord à l'Asie orientale et à la Malésie ont leur individualité propre; cela résulte de leur évolution indépendante dans des territoires isolés géographiquement et écologiquement, mais il existe entre elles une homologie profonde dont l'explication réside dans des communautés lointaines d'origine et d'anciennes possibilités de migrations et d'échanges. Tout ceci s'exprime dans la notion d'une flore laurasienne. Celle-ci fut primitivement tropicale, puis partiellement évolua vers le type tempéré, évolution sur place en même temps que les masses continentales pangéennes — à l'exception de l'Indo-malésie — dérivèrent vers le nord, et que simultanément d'autres parties de la flore primitive migraient vers le sud conservant leur type tropical.

La ressemblance de la flore tertiaire européenne avec la flore asiatico-malésienne (ses apports australo-papous mis à part) suggère immédiatement que ces flores furent autrefois reliées à travers l'Asie centrale. Entre elles

s'étend la Chine profonde avec ses hauts plateaux et les montagnes de l'Hindoukouch. Peu de fossiles sont signalés — à ma connaissance — dans ce centre asiatique marquant la liaison ancienne. J'ai pu en relever quelques-uns chez deux espèces de *Meliosma*. L'aire du genre *Quercus* d'autre part n'offre aucune véritable lacune entre les deux aires occidentale et orientale. Le genre *Berberis* grâce à son tempérament adapté aux régions arides s'étale largement dans le centre Asie, donnant l'image de ce que fut autrefois en Asie l'aire laurasienne eurasiatique. Les Schisandracées auraient aussi des fossiles en Europe.

Les voies de liaisons entre l'Ouest et l'Est de la flore eurasiatique furent peut-être doubles, l'une certaine au nord de l'Himalaya actuel par le plateau Tibétain, l'autre incertaine, au contraire, au sud de l'Himalaya par le Pakistan et l'Iran. Les éléments manquent qui permettraient des certitudes, mais la liaison tertiaire demeure infiniment probable.

Nous avons choisi des exemples de la flore américano-eurasiatico-malésienne dans la flore ligneuse, de préférence arborescente, et non dans la flore herbacée. Nous partageons l'opinion de SCHUSTER (1972), qui excluait de son argumentation sur les distributions des flores les groupes cosmopolites à spéciation et dissémination explosives telles que les Graminées, Orchidées, Composées, Arécacées, Cypéracées, pour lesquelles la dissémination à grande distance par les vents, les courants marins, les oiseaux, joue un rôle très important dans la propagation des espèces, et peut masquer les facteurs climatiques actuels et paléoclimatiques.

LE GENRE *MELIOSMA* (SABIACÉES)

Ce genre pantropical compte une centaine d'espèces distribuées en deux aires, l'une couvrant l'Amérique centrale, les Antilles et l'Amérique du sud tropicale (env. 40 esp.), la seconde s'étendant sur l'Asie du sud-est et la Malésie (60 esp.), depuis la Chine du sud-est et le Japon jusqu'à la Nouvelle-Guinée (1 esp.). L'Afrique, l'Asie occidentale, l'Australie sont totalement disjointes. Pour nous, l'inévitable jonction de ces aires laurasiennes dans les temps géologiques se fit dans la Pangée à travers l'Amérique du nord, l'Europe et l'Asie centrale. La preuve de la liaison ancienne est, dans le cas du genre *Meliosma*, heureusement apportée par des fossiles tertiaires. Elle est mise en évidence dans la révision du genre par C. F. VAN BEUSEKOM (1971). Les cartes de distribution des deux espèces *M. alba* et *M. vetchlorum* (Pl. 5, 13) sont significatives. Les deux espèces sont répandues dans la Chine du sud, au nord de l'Indochine et de la Birmanie. La première a des fossiles pliocènes et miocènes en Europe centrale et d'autres miocènes au Caucase. La seconde a des fossiles plus nombreux, pliocènes en France, en Allemagne de l'Ouest et en Europe centrale, mais plus remarquablement encore de fossiles miocènes et oligocènes en plein cœur de la Sibérie, au nord du Kazakh. Des restes des aires tertiaires de *Meliosma* de l'Europe à la Sibérie, en direction de la Chine du sud-est établissent donc la direction approximative de ces aires laurasiennes de l'Europe à la Chine.

LE GENRE *SYMPLOCOS*

Le seul genre formant la famille des Symplocacées occupe deux aires tropicales totalement disjointes. Une aire américaine touchant l'est des U.S.A. (*S. tinctoria*), l'Amérique centrale, les Antilles et le nord de l'Amérique du sud; au total 160 espèces. La seconde aire est typiquement est et sud-asiatique, Malésienne et Australo-papoue, soit 102 espèces. Total général 262 espèces.

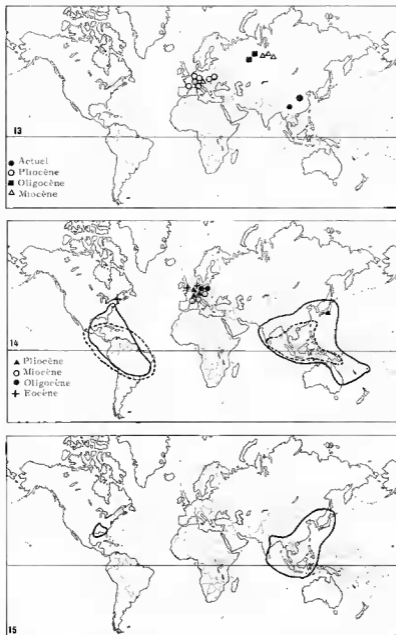
La Chine compte 28 esp. (4 endémiques), l'Indochine 32 (7 endémiques), Bornéo 26 (11 endémiques). Les *Symplocos* se sont étendus en Australie 6 esp. (4 endémiques), Nouvelle-Guinée 12 esp. (7 endémiques). Aucune espèce vivante n'a été signalée en Europe et en Afrique.

Cependant l'Europe fut au Tertiaire du domaine des *Symplocos* puisqu'on y a reconnu 22 fossiles entre le Pliocène et l'Éocène, en France et en Allemagne. Les seuls autres fossiles connus sont 3 fossiles pliocènes au Japon et 1 fossile éocène au nord-est des U.S.A. Au point de vue taxonomique, H. P. NOOTEBOOM (1975) à qui nous empruntons ces informations a divisé le genre en deux sous-genres : subg. *Hopea* à graines droites les plus primitives, subg. *Symplocos* à graines incurvées. Le centre le plus primitif — dans l'état actuel de nos connaissances paléobotaniques — serait donc l'Europe.

L'explication de l'aire générale disjointe du genre *Symplocos* apparaît évidente à l'examen de la carte (Pl. 5, 14). Dans la Pangée, l'aire était continue de l'Amérique à l'Eurasie. La migration de l'Europe à l'Amérique du nord s'effectua à l'Éocène. L'aire eurasiatique persista jusqu'au Pliocène. La coupure paraît totale aujourd'hui entre l'aire fossile européenne et l'aire asiatique. Par quelle voie se faisait la jonction de l'aire européenne à l'aire asiatique? Par l'Asie centrale où aucun vestige n'a été signalé, ou par le sud de l'Himalaya? En faveur de cette dernière on peut noter que l'espèce asiatique la plus occidentale, *S. paniculata* a une aire himalayenne se terminant très à l'Ouest, au Nord du Kashmir. Elle est jalonnée vers l'Est, le Punjab, le Népal, le Bhutan puis l'Asam, par des stations de l'espèce à des altitudes de (600-) 1000-3000 m.

LA FAMILLE DES SCHISANDRACÉES

Cette petite famille laurasienne compte 2 genres, 47 espèces de lianes et d'arbrisseaux grimpants. Elle n'est représentée dans le sud-est des U.S.A. que par l'unique espèce *Schisandra glabra*. Toutes les autres sont originaires de l'Asie de l'est, du sud-est et de Malésie. Plusieurs fossiles sont signalés dans le Tertiaire européen. La famille était répandue suivant la ligne classique suivie par de nombreuses Angiospermes actuellement distribuées en Asie-Malésie, et en Amérique, en passant par l'Europe où elles n'ont laissé que des traces fossiles, avec disjonction de l'Afrique.



Pl. 5. — Aires de répartition : 13, *Meliosma veitchiorum* (Sabiacées) d'après GOODE & VAN BEUSEKOM; 14, *Symplocos* subg. *Hopea* (trait plein); subg. *Symplocos* (tirets); fossiles subg. *Hopea* d'après NOOTEBOOM (1975); 15, Schisandracées d'après HUTCHINSON.

LA FAMILLE DES ILLICIACÉES

Un seul genre de petits arbres et d'arbustes, *Illicium*, comptant une vingtaine d'espèces, dont une en Floride et aux Antilles, les autres en Asie de l'Est et du SE. Cas de distribution simple et commun d'un petit genre laurasien, sans fossiles européens signalés (Pl. 6, 16).

LE GENRE *ALANGIUM* (ALANGIACÉES)

On attribue à ce genre de 30 à 35 espèces. Leur centre de distribution est l'Indo-malésie, avec 7 espèces présentes en Indochine, 6 en Chine, 8 à Sumatra, 8 à Bornéo, 7 à Java. Vers les limites nord et sud de l'aire, la concentration s'atténue avec 2 espèces au Japon, 1 en Australie orientale, 1 en Nouvelle-Calédonie (VAN STEENIS & VAN BALGOOY, 1966).

Le genre reparaît en Afrique, dispersé entre 1 esp. présente au Cameroun et dans les îles proches, 1 à l'est du Zaïre, 1 aux Comores et 1 à Madagascar.

L'origine du genre est selon toute vraisemblance laurasienne, comme le montre sa prépondérance sino-indo-malésienne s'opposant à ses minces développements extérieurs australien et mélanésien. La dissémination africano-malgache de 3 espèces correspond à un rameau détaché du centre primitif eurasiatique.

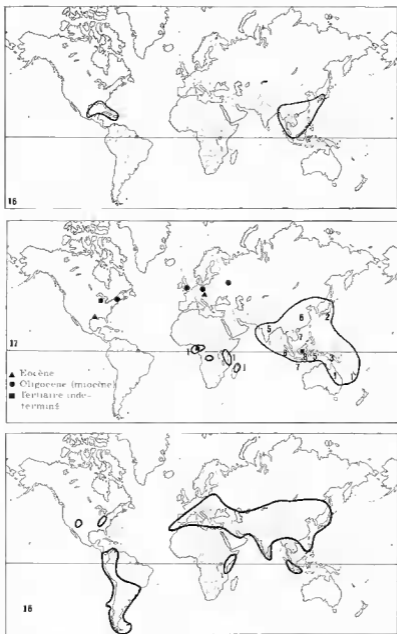
La preuve de l'existence de ce dernier est apportée par REITSMA (1970) (Pl. 6, 17) lequel situe des pollens fossiles d'*Alangium* en Angleterre, en Europe centrale et en Russie. Le centre primitif de la famille est ainsi jalonné de l'Europe à l'Indo-sino-malésie.

REITSMA reconnaît aussi des pollens fossiles en Amérique du nord, au sud du fleuve St-Laurent et vers l'embouchure du Mississipi, ce qui confirme la primitivité laurasienne du genre.

LE GENRE *BERBERIS* (BERBÉRIDACÉES)

Le genre *Berberis* est un excellent exemple d'un genre de la flore laurasienne, couvrant d'une vaste aire continue l'Europe et l'Asie, mais à qui sa biologie spéciale adaptée aux secteurs arides fait éviter les régions de forêt humide (Amazonie, Indo-malésie, Afrique centrale guinéo-congolaise).

Suivant la minutieuse révision taxonomique de AHRENDT entreprise patiemment de 1931 à 1956 (3^e édition 1961) et la 3^e édition de « The Geography of the Flowering Plants » de GOOD (1964), nous notons que ce genre d'arbrisseaux épineux de bioclimats arides, le plus souvent en haute montagne, compte environ 500 espèces. Le genre très proche *Mahonia* réunit en outre 110 espèces. *Berberis* que l'on peut estimer géographiquement bien déterminé nous intéresse particulièrement parce qu'il couvre des pays cli-



Pl. 6. — Aires de répartition : 16, *Illicium* d'après HUTCHINSON; 17, *Alungium* d'après REITSMA (1970) (les chiffres indiquent le nombre d'espèces par territoires); 18, *Berberis* (Berbéracées).

matiquement très divers. En Europe et Asie son aire est continue, depuis l'Europe occidentale jusqu'au Japon, depuis les collines méditerranéennes au sol sec jusqu'aux steppes iraniennes, aux plus hauts plateaux et montagnes de l'Asie centrale, puis à la Chine. Une extraordinaire densité de concentration spécifique s'observe dans l'Himalaya (Népal, Sikkim, Bhutan), au Yunnan, au Tibet, Szechuan, Sinkiang, c'est-à-dire que là, en Asie centrale, où s'observe généralement une discontinuité entre la flore européenne et ouest-asiatique d'une part et la flore sino-indo-malésienne d'autre part, *Berberis* au contraire prolifère et marque d'une manière vivante sur le sol, l'emprise de la flore ancienne eurasiatique. Malheureusement aucune étude des fossiles tertiaires de *Berberis* n'existe, à ma connaissance, qui permettrait de matérialiser avec sûreté les limites de cette flore eurasiatique tertiaire.

L'aire du genre *Berberis* (Pl. 6, 18) déborde vers les régions tropicales avec un petit nombre d'espèces, dans le sud de l'Inde, Java-Sumatra (1 esp.), les îles Philippines (1 esp.), l'Indo-malésie étant donc dépourvue de *Berberis* sauf ces peu nombreuses exceptions.

Non moins curieuse est une divagation du genre vers l'Afrique du nord-est. 2-3 espèces évidemment issues de l'Arabie se sont installées dans les fourrés des hautes montagnes du Kenya et de Tanzanie, prouvant comment une flore originaire de l'Asie antérieure a pu former en Afrique orientale des bandes aréales parallèles à l'Océan Indien, épousant le relief des hautes montagnes de l'Afrique orientale. Les *Berberis* n'ont pas dépassé la Tanzanie vers le sud, mais l'indication d'une possibilité du passage de l'Asie à l'Afrique est donnée. Le continent africain est autrement dépourvu de *Berberis* à l'exception d'une étroite frange méditerranéenne.

Insistons également sur l'étrangeté du comportement de ce genre, incontestablement de l'hémisphère nord, qui en dépit du déplacement général des flores initiales laurasiennes vers le sud-ouest, a conservé sensiblement sa place dans une longue zone tempérée. Il faut expliquer cette résistance à l'incitation bioclimatique par une exceptionnelle affinité pour les zones sèches de haute altitude et par l'inaptitude à concurrencer la flore chaude et humide qui est celle de l'Indo-malésie. Cette flore, comme le Sahara mais pour des raisons apparemment divergentes a priori, a été un obstacle à la pénétration du genre *Berberis* dans l'hémisphère austral.

Tout autre fut l'extension des *Berberis* en Amérique. En Amérique du nord, AHRENDT puis GOOD, signalent deux petites aires isolées aux U.S.A., dont le *B. canadensis* dans l'est. D'autres auteurs signalent des disjonctions considérables d'autres genres de Berbéridacées aux U.S.A. par exemple : *Diphylleia* (1 esp. dans l'Est U.S.A. et 1 autre esp. au Japon); *Rodophyllum* (1 esp. aux U.S.A., 4 esp. en Asie), *Caulophyllum* (1 esp. aux U.S.A., 1 esp. en Asie E). Cela est assez déconcertant. Toutes ces espèces furent certainement issues de la flore tertiaire européen-américaine, lorsque dans la Pangée, l'Amérique du nord était soudée à l'Europe.

Le genre *Berberis* découvre à nouveau son étrange individualité en Amérique du sud. Il reparait en Amérique centrale, au Costa Rica puis multiplie ses espèces dans les Andes équatoriales, de la Colombie et du Vénézuéla, où existe un second centre de concentration du genre. Enfin,

en suivant la chaîne des Andes, il atteint l'extrémité même du continent, au Cap Horn et aux îles Falkland. L'altitude andine a compensé pour lui le climat tropical, mais il n'a pas pénétré à basse altitude dans les forêts guyanaises et amazoniennes. AHRENDT signale toutefois sa présence dans le sud du Brésil et en République Argentine, dans les montagnes.

LE GENRE *PRUNUS* (ROSACÉES), SOUS-GENRE *LAUROCERASUS*

Le 'laurier-cerise', *Prunus laurocerasus*, est originaire des pays qui entourent la mer Noire. Son aire couvre les Balkans, la Turquie septentrionale, le Caucase et le nord de l'Iran. Une deuxième espèce atlantique, s'étend du sud du Portugal aux îles atlantiques, *P. lusitanica*. Les aires principales du sous-genre commencent, loin de ces aires isolées au climat tempéré, en pays tropical et subtropical. Le sous-genre a été découpé par son monographe C. KALKMAN (1966) en 3 sections, dont 2 concentrées dans l'Est asiatique et la Malésie, sect. *Laurocerasus* et sect. *Mesopygeum*. La première compte 14 espèces, la seconde 34. Une seule espèce touche la pointe NE de l'Australie. Ce sont donc nettement des sections laurasienues. Les espèces de la section *Laurocerasus* sont remarquablement nombreuses dans le sud de la Chine, l'Indochine et sont prolongées par 2 autres au Japon. La seconde section est plus nettement malésienne avec des concentrations marquées en Nouvelle-Guinée, à Bornéo, aux Philippines, à Sumatra et en Malésie.

En Afrique, on ne connaît plus que deux espèces, l'une à aire très étendue, du Soudan à l'Afrique du Sud, Madagascar incluse : *Prunus africana* (= *Pygeum africanum*); une seconde occupe une petite aire localisée au NE du Zaïre, *P. crassifolia*. Toutes deux sont du groupe *Laurocerasus*.

Ainsi l'Afrique est pratiquement disjointe entre un fort groupe Est asiatico-malésien de 44 espèces, et la 3^e section, américaine, comptant 27 espèces, avec entre eux un vide que comblent très imparfaitement 2 espèces tempérées européennes et 1-2 espèces tropicales africaines.

Ce schéma phytogéographique permet de reconstituer l'histoire de l'origine et des migrations du sous-genre (Pl. 7, 19). Origine laurasienne est-asiatique et malésienne, dans une aire stabilisée depuis les temps les plus anciens, une branche européenne et ouest-asiatique, coupée et réduite aujourd'hui à 2 espèces isolées. *Prunus africana* très largement répandu presque dans toute l'Afrique continentale est probablement venu du nord-est divergeant d'une branche asiatique totalement disparue.

Le groupe américain est issu d'un autre centre nord-américain.

Les deux espèces tempérées, *lusitanica* et *laurocerasus*, jalonnent la trace de l'ancienne formation tropicale qui s'étendait depuis le nord de la Méditerranée à travers le centre de l'Asie, rejoignant l'aire générale actuelle des *Prunus* subgen. *Laurocerasus* chinois et est-asiatiques.

LE GENRE *NYSSA*

L'aire moderne du genre *Nyssa* (Pl. 7, 20) est réduite à 2 petites aires, l'une américaine à 4 espèces, dans le SE des U.S.A., l'autre à 2 espèces du sud de la Chine à la Malésie (Sumatra, Java, Bornéo). Au contraire, l'aire tertiaire du genre s'est étendue considérablement dans l'hémisphère nord. On connaît de nombreux bons fossiles dans toute l'Europe, la Sibérie et le Japon, de l'Éocène au Pliocène. Des pollens plio-pleistocène ont été récoltés dans le sud de la France. L'aire fut continue au Tertiaire et le genre est bien représentatif de la flore américano-eurasiatico-malésienne ancienne. Il n'a subsisté que sous des climats tempérés chauds (U.S.A.) ou tropicaux (Chine SE, Malésie).

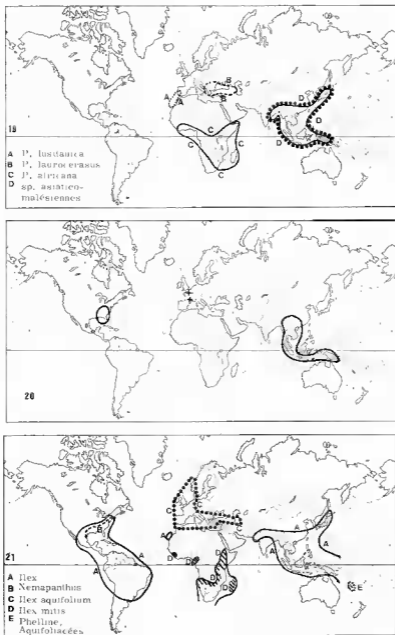
A côté du genre *Nyssa* se place le genre unispécifique *Camptotheca* du Thibet.

LE GENRE *ILEX*

Le genre *Ilex* (Pl. 7, 21) de la petite famille des Aquifoliacées (2 genres) est extrêmement répandu dans toutes les régions tropicales. Sa distribution est curieuse. Son principal centre de concentration des espèces est l'Amérique du sud et les Antilles, où l'on compterait 355 espèces. Dans l'Est des U.S.A. il y en aurait 15. Le genre occupe une aire très étendue en Asie du SE, (Chine, Indochine, Japon), et en Malésie avec au moins une vingtaine d'espèces. Une vingtaine existent aussi dans l'Inde. Quelques espèces ont émigré en Nouvelle-Guinée, aux Iles Carolines et même à Hawaii. C'est en Europe que sa présence est extraordinaire, avec une seule espèce *Ilex aquifolium*, le houx commun répandu de la Norvège et de l'Angleterre à la Méditerranée et à la mer Caspienne. Aux Iles Canaries on trouve 2 autres espèces. En Afrique continentale, il n'y a qu'une espèce, *I. mitis*, répandue dans toute l'Afrique australe et orientale ainsi qu'à Madagascar, mais elle est absente de l'Afrique centrale et occidentale, à l'exception des montagnes du Cameroun.

Le genre est laurasien en dépit de sa haute concentration en Amérique du sud. L'espèce européenne de houx très isolée est une survivance tertiaire, une adaptation à un climat tempéré. L'espèce africaine *I. mitis* également isolée, pourrait être rattachée au groupe d'espèces asiatico-malésiennes. Il convient d'observer aussi que dans l'Inde, les *Ilex* ont une aire sud-himalayenne qui se prolonge jusqu'au Pakistan; elle est alors très proche de l'extrémité de l'aire européenne d'*I. aquifolium* laquelle dépasse vers l'Est la mer Caspienne. Seules des études paléopolliniques permettraient peut-être de résoudre ce problème.

Le genre étant laurasien, il est curieux de constater sa remarquable extension dans le domaine gondwanien de l'Amérique du sud et de l'Afrique (*I. mitis*). Nous trouvons là un nouvel argument prouvant la descente vers les actuelles régions tropicales de l'ancienne flore laurasienne tropicale « fuyant » les climats devenus tempérés froids.



Pl. 7. — Aires de répartition : 19, *Prunus* subg. *Laurocerasus* dans l'Ancien Monde d'après KALKMAN; 20, *Nyssa* (+ fossiles); 21, Aquifoliacées, Phellinacées.

LA FLORE SAHARIENNE TERTIAIRE

Le Sahara, le plus grand désert du monde, est un désert jeune, si on observe que sa pauvre flore vivante ne contient que de très rares formes typiques de plantes désertiques comme il en existe dans d'autres déserts en Amérique et en Australie par exemple. On estime parfois que la désertification n'aurait atteint son stade actuel que depuis 3 ou 4000 ans.

Au Mésozoïque les Gymnospermes étaient abondantes, si l'on en juge d'après les nombreux fossiles. Au Cénozoïque, les Gymnospermes ont disparu, mais le Sahara fut couvert par des formations forestières tropicales semblables à celles qui existent aujourd'hui en Afrique tropicale. Les vestiges de cette flore sont nombreux, surtout des bois silicifiés. Nous avons, dans un article publié dans *Adansonia* (1970) fait le point de tous les nombreux travaux publiés sur la flore tropicale tertiaire du Sahara. Les rapprochements avec la flore soudano-guinéo-congolaise, humide ou sèche, montrent avec évidence qu'il s'agissait d'une flore gondwanienne tropicale. Dans une étude sur les flores africaines (1975 a), nous avons émis l'hypothèse que la flore sèche actuelle des savanes et forêts claires, sahéliennes et soudanaises, qui traversent de part en part l'Afrique occidentale de l'Ouest à l'Est, du Sénégal au Nil, étaient un vestige d'une flore tertiaire qui avait migré depuis l'Afrique du nord vers les actuelles latitudes équatoriales, suivant le mouvement général des flores vers le sud. Une flore sèche tropicale gondwanienne s'étendit d'abord sur toute l'Afrique continentale du nord au sud. Puis en rapport avec la position « descendante » de l'équateur, une flore semblable à la flore actuelle guinéo-congolaise s'établit en Afrique du nord et au Sahara. Enfin migrant vers le sud, elle « balaya » le Sahara, détruisant d'une part sur son passage une partie de la flore sèche préexistante et d'autre part entraînant avec elle une autre partie de cette dernière, capable d'adaptation à des conditions humides. Cela explique la curieuse similitude actuelle entre des espèces de la flore sèche soudano-guinéenne et des espèces de la forêt dense guinéo-congolaise. Il ne devait rester au Sahara que des vestiges de ces flores qui disparurent plus tard au cours de la période d'aridité qui créa l'actuel Sahara.

La Mésogée fut une limite entre la flore tropicale laurasienne européenne et la flore tropicale gondwanienne africaine, limite qui s'accroût avec l'aridification du Sahara, tandis que le berceau de la flore gondwanienne africaine se déplaçait vers l'actuelle forêt guinéo-congolaise de l'Afrique centrale. Les études sur les bois silicifiés (LOUVET, KOENIGUER, BOUREAU) prouvent qu'une flore du type tropical humide se trouvait sur les bords de la Mésogée, comportant aussi des mangroves à *Sonneratia* en Lybie (LOUVET) et qu'à l'intérieur du Sahara il y eut des mélanges de flore sèche des savanes et de forêt dense. Rappelons ici que nous avons émis l'opinion que la flore actuelle de la forêt dense humide était partiellement dérivée de la flore sèche qui l'avait précédée en Afrique, nous raillant du point de vue évolutif à une opinion déjà émise par STEBBINS (1950) selon laquelle

des taxons de forêt humide peuvent être dérivés d'autres adaptés à des conditions écologiques sèches. Des variations ultérieures des conditions climatiques du Sahara entraînent encore d'autres déplacements de flores. D'après VAN CAMPO (1964) les montagnes du Hoggar connurent à la fin du Tertiaire dans une période humide une flore eurasiatique, donc laurassienne, caractérisée par des pollens de Juglandacées, Ulmacées, Bétulacées, *Aesculus*, *Tilia*, *Platanus*, *Taxus*.

BOUREAU a signalé (1949) la présence d'un *Quercocoxylon* dans le Sahara occidental qui prouve la vraisemblance d'intrusions de la flore laurassienne européenne sur le bord africain de la Mésogée à diverses périodes. Au Paléocène (65 M.A.) l'Afrique aurait été reliée à l'Europe par l'Espagne. A l'Est de la Mésogée il y eut également, des possibilités de passage via le Moyen-Orient. SALAM SAYADI (1974) a reconnu des bois fossiles du Miocène au sud de la Turquie appartenant à une flore subtropicale de type gondwanien.

Il existe encore aujourd'hui au Sahara des vestiges en voie d'extinction d'une flore méditerranéenne : *Cupressus dupreziana*, *Erica arborea*, *Olea laperrini*. Dans les palcosols on retrouve des traces de l'actuelle flore méditerranéenne : *Tilia*, *Juglans*, *Quercus*, *Celtis*, *Acer*, *Juniperus*, *Cedrus*, etc.

L'histoire compliquée de la flore saharienne est loin d'être achevée. Le Sahara connu vraisemblablement même à des époques récentes de grandes variations climatiques, favorisant tantôt la flore eurasiatique, tantôt la flore gondwanienne africaine.

La présence en abondance d'un *Bombacoxylon* (= *Dombeyoxylon*) dans tout le Sahara depuis la Mauritanie, l'Algérie, la Lybie, l'Égypte et la Somalie mérite une considération particulière. Le genre *Bombax* est laurassien, de centre d'origine indo-malésien (Pl. 8, 22). Il a été reconnu dans les fossiles tertiaires d'Europe. La liaison eurasiatique est vraisemblable. Actuellement ce genre n'est représenté que par deux espèces africaines, l'une dans les savanes de l'Afrique occidentale, la seconde (décidue) en forêt dense humide guinéo-congolaise. La filiation de ces deux *Bombax* africains avec les *Bombax* tertiaires européens paraît prouvée par les nombreux bois fossiles sahariens de *Bombacoxylon*. C'est un exemple de pénétration de la flore eurasiatique dans la flore africaine tropicale actuelle, par le Sahara, donc de la flore laurassienne dans la flore gondwanienne.

L'aridification du Sahara a motivé des essais d'explication qui n'emportent pas la conviction, de même que la cause des périodes glaciaires en Europe n'a pas encore reçu — à ma connaissance — une explication satisfaisante.

RAVEN & AXELROD (1974) expliquent l'appauvrissement de la flore africaine depuis le Néogène par l'élévation de l'altitude de l'Afrique orientale, 2400 m depuis le Miocène, qui aurait apporté un climat plus froid et plus sec, et par l'extension de la glaciation antarctique depuis le Miocène inférieur. Au Pliocène (5 M.A.) la banquise de la mer de Ross s'étendait à 200-300 miles plus loin que la couche de glace actuelle (HAYES, 1973). Aujourd'hui, cette couche glacée est épaisse de 180 m environ, alors qu'au Pliocène elle aurait été de 300 à 600 m. Un résultat fut le développement du courant de Benguela qui rafraîchit les côtes de l'Afrique du Sud-Ouest.

DES MIGRATIONS DE LA FLORE LAURASIENNE DANS LE GONDWANA ET PARTICULIÈREMENT À MADAGASCAR

La flore laurasienne et la flore gondwanienne sont séparées par la Mésogée. Celle-ci fut vraisemblablement franchissable à différentes époques géologiques, ce qui explique l'immixtion de certains éléments laursiens tropicaux dans la flore gondwanienne. Nous avons cité plus haut l'exemple du genre *Bombax* de la famille tropicale des Bombacacées.

La plupart des genres tropicaux fossiles de l'Europe ont leurs correspondants africains. La migration du genre indo-malésien *Bombax* s'établit non pas directement de l'Indo-malésie à l'Afrique du nord-ouest, mais par l'intermédiaire de l'Europe, à travers la Mésogée.

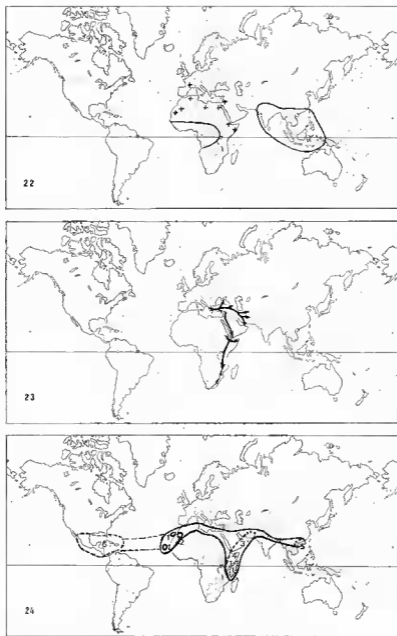
La généralisation est vraisemblable. Les genres laursiens présents en Afrique dérivèrent de l'Europe, empruntant d'éventuelles ouvertures de la Mésogée. Une autre voie terrestre de migration (Pl. 8, 23) est probable, proposée par KERFOOT (1971-1975) qui, selon lui, aurait été empruntée encore par l'espèce moderne *Juniperus excelsa*, reliant l'Asie mineure à l'Éthiopie par les montagnes de la rive Est de la Mer Rouge à travers l'Arabie séoudite. Des communications existèrent entre l'Asie mineure, le Moyen Orient et l'Afrique orientale, Madagascar, c'est-à-dire aussi entre l'Europe du sud-est et l'Afrique du nord-est, transferts de flores évitant les voies arides du Sahara.

La présence de genres malésiens à Madagascar ne peut s'expliquer que par des migrations d'éléments laursiens du Moyen-Orient à l'Afrique orientale, rendues d'autant plus vraisemblables que Madagascar, partie du continent africain, occupait au début du Tertiaire une position beaucoup plus septentrionale, vers la pointe somalienne de l'Afrique (AUBRÉVILLE, 1975 d) avant sa dérive vers le sud.

Il n'est pas impossible que par les mêmes voies des éléments de la flore gondwanienne pénétrèrent en Laurasia. Nous avons beaucoup hésité sur le cas des *Erica* (AUBRÉVILLE, 1975 a) méditerranéens, sahariens, et européens dont la prolifération en Afrique capienne nous a paru être un indice probable d'une origine australe, donc gondwanienne. Il demeure néanmoins un cas mystérieux.

LE PHYLUM DES SIDÉROXYLÉES (SAPOTACÉES)

Nous avons déjà eu l'occasion de signaler la curieuse distribution du genre *Sideroxylon* et plus généralement du phylum des Sidéroxylées (AUBRÉVILLE, 1964 b) qui comprend 6 genres tropicaux depuis l'Amérique centrale (*Mastichodendron*) jusqu'au sud de la Chine (*Sinosideroxylon*). Le genre *Sideroxylon* lui-même nous paraît d'origine malgache et le berceau de ses ancêtres se situe dans la position la plus nordique de l'île



Pl. 8. — Aires de répartition : 22, *Bombax* (+ fossiles); 23, voies de migrations probables de *Juniperus excelsa* et de *Widdringtonia* sp. d'après KERFOOT (1975); 24, aire mésogéenne présumée du phylum des Sideroxylées avant le commencement du démemberment de la Pangée (180 M.À.), et position hypothétique de Madagascar; aires actuelles des genres : 1, *Sideroxylon*; 2, *Argania*; 3, *Monotheca*; 4, *Spiniluma*; 5, *Sinosideroxylon*; 6, *Mastichodendron* (d'après Sapotacées, Mém. Adansonia, 1964).

de Madagascar dans le golfe somalo-kényen. On retrouve aujourd'hui des *Sideroxylon* dans les îles nord-atlantique (Îles du Cap Vert, Madère). Un *Argania*, du sud marocain semble être un fossile vivant de Sidéroxylées. Enfin dans l'Afrique du nord-est, on trouve un *Spiniluma* très proche de *Sideroxylon*. Le genre *Monotheca* des steppes de l'Arabie et du Pakistan peut être considéré comme un genre très évolué du phylum des Sidéroxylées. Beaucoup plus loin, dans la Chine du sud et au nord du Viêt-Nam, se place le genre *Sinosideroxylon* (proche du *Mastichodendron* américain, à l'extrémité opposée de la chaîne des Sidéroxylées).

Si nous englobons toutes ces aires dans une seule, nous avons l'image actuelle de l'ensemble du phylum (Pl. 8, 24). Il est curieux de constater sa distribution en Afrique tropicale et subtropicale où il contourne le continent africain, de l'Afrique du nord à l'Afrique orientale. Pour relier l'aire du genre *Monotheca* à celle du genre chinois et vietnamien, il semble possible d'extrapoler, faute de fossiles, en faisant passer l'aire du phylum au sud de l'actuel Himalaya. Cette aire exceptionnelle de la tribu a un caractère mésogéen presque évident.

LE PHYLUM DES BUMÉLIÉES (SAPOTACÉES)

Les Buméliées proches des Sidéroxylées, dans la sous-famille des Sidéroxyloïdées sont nettement américaines. Le genre *Bumelia* (33 esp.) est écologiquement, dans l'état actuel de nos connaissances, le plus proche de la zone tempérée nord de toutes les Sapotacées, lesquelles sont parmi les plantes les plus caractéristiques des régions tropicales. En Amérique les *Bumelia* se rencontrent dans le Sud-Est des U.S.A. (Texas, Floride). Une espèce, *B. obtusifolia*, divisée en plusieurs formes, se répand depuis le nord du Mexique jusque dans le nord de la République Argentine, en suivant la côte atlantique du Brésil, évitant les formations humides. Une espèce encore douteuse de *Bumelia* (AUBRÉVILLE, 1963) est signalée dans le delta du Mékong.

Entre ces aires extrêmes, des *Bumelia* fossiles sont signalés dans la flore tertiaire française (Massif du Mont Dore, BRUN A., 1971).

LES FLORES GONDWANIENNES

La flore gondwanienne est née et s'est développée dans le Gondwana avant la dislocation des continents adjacents à l'Afrique. L'Océan atlantique sud se serait ouvert au Crétacé inférieur (Néocomien 127-130 M.A.), mais la séparation de l'Amérique du sud de l'Afrique n'aurait été bien établie qu'entre 100 et 50 M.A. Les échanges de flore gondwanienne purent donc se faire jusqu'à l'Éocène inférieur, au travers de la fissure atlantique, entre

le continent africain et le sous-continent de l'Amérique du sud¹. Ce dernier est demeuré séparé de l'Amérique du nord jusqu'à l'Oligocène (26 M.A.) et ce n'est qu'au Pliocène (5,7 M.A.) que la connection fut pleinement établie. Ainsi durant tout le Jurassique jusqu'à l'Éocène inférieur, les flores gondwaniennes d'Angiospermes purent évoluer, indépendamment, peut-être parallèlement, et s'interpénétrer de l'Afrique à l'Amérique du sud, à des latitudes équivalentes. La flore d'Angiospermes du nord de l'Afrique, en raison de son plus ancien rapprochement de l'équateur et de la Mésogée, fut logiquement la plus primitive. Elle franchit le Sahara puis tout le continent à mesure que les conditions climatiques le permettaient. Elle prit un grand développement lorsqu'elle s'approcha de sa position actuelle centrafricaine (forêt dense guinéo-congolaise), favorisée sans doute par le régime de la mousson atlantique après la pleine ouverture de l'Océan atlantique.

Une flore du Gondwana Est prit naissance sur les continents austraux avant qu'ils se détachent franchement de l'Afrique continentale. Une flore australo-papoue apparut alors en Australasie, distincte de la flore africaine, et peut-être aussi de celle de l'Antarctide.

Une flore australasienne envahit le Gondwana sud avant la dérive des deux continents austraux vers l'Est. Elle est à l'origine de la flore capienne africaine.

Au Paléocène (60-65 M.A.), des migrations de flores australes vers l'Amérique du sud furent encore possibles par les régions côtières tempérées ou chaudes de l'Antarctide.

L'Inde se détacha du continent africain au Crétacé supérieur (70-75 M.A.) en route vers l'Asie du sud, soulevant par sa poussée l'Himalaya et apportant des éléments gondwaniens à la flore asiatique.

Toutes les flores africaines sont gondwaniennes à l'exception de celles qui migrèrent de la Laurasie, franchissant la Mésogée, en se mêlant à une flore nord-africaine gondwanienne d'origine, ou encore de celles qui débordèrent du Proche et du Moyen-Orient vers l'Afrique orientale et Madagascar.

DISTRIBUTION ET MIGRATIONS DE LA FAMILLE DES CÉSALPINIOIDÉES DANS LE MONDE

La famille des Césalpinioïdées de l'ordre des Légumineuses², par son importance en genres et espèces, nous paraît être une des plus caractéristiques de la flore gondwanienne africaine. A titre d'exemple nous l'étudierons plus spécialement. Elle compte d'après notre dernier relevé 178 genres groupés en 10 tribus. Ni l'inventaire, ni le groupement par tribus ne sont

1. JARDINÉ, DOERENKAMP & BIENS (1974), ont signalé notamment l'existence d'un pollen caractéristique du Crétacé inférieur afro-sudaméricain, *Dichetropollis etruscus*.

2. « Les barons tout puissants du Royaume : les Légumineuses », écrit L. BERNARDI dans « Fleurs tropicales » (1966).

définitifs; les opinions des botanistes systématiciens diffèrent encore. La famille est presque exclusivement intertropicale (Pl. 9,25); elle est une composante dominante des forêts équatoriales humides lesquelles ne sont pas encore parfaitement connues; d'où certains doutes encore persistants de la classification. Cependant sa connaissance est assez avancée pour mettre en valeur des faits remarquables de sa distribution dans le Monde tropical, et pour proposer certaines explications qui renforceront encore notre hypothèse sur l'origine polytopique des Angiospermes (AUBRÉVILLE, 1974c).

Pour permettre commodément une vue d'ensemble de la distribution de cette grande famille, nous avons présenté des tableaux où sont inscrits dans un ordre alphabétique, par tribus, en colonne, tous les genres habituellement admis, sans aucune préoccupation phylétique — nous n'en sommes malheureusement pas encore là. Les listes de genres sont en outre réparties par grandes régions géographiques (phytogéographiques) du Globe : Amérique du Nord, où ont trouvé refuge aux U.S.A. des relictés, adaptées aux climats tempérés (Césalpiniées), de quelques genres tropicaux dans la migration générale vers le sud de la flore tropicale boréale primitive; Amérique du sud, Amérique centrale et Antilles couvertes par la flore tropicale; Europe, Méditerranée et Moyen-Orient où persistent aussi quelques reliques tropicales adaptées aux climats tempérés; Afrique divisée un peu arbitrairement en Afrique occidentale et centrale, Afrique orientale, Afrique du sud, aux limites indéfinies; Madagascar qui par ses attaches profondes avec l'Afrique continentale et d'autre part de très anciennes relations avec le monde des Océans Indien et Pacifique mérite d'être considérée à part en dépit de ses petites dimensions relatives; Inde, Asie du Sud-Est y compris le sud de la Chine; Malésie (Péninsule malaise et archipel malais); Chine proprement dite; Océanie (Australo-papouasie et Polynésie).

Un simple coup d'œil montre qu'il y a des différences énormes dans les concentrations des Césalpinoïdées entre ces différentes régions. Une haute densité de genres apparaît immédiatement en Amérique du Sud et en Afrique, formée surtout par les tribus des Césalpiniées (surtout en Amérique du sud), des Cynométrées et des Amherstiées. L'Afrique compte 70 genres de ces tribus, l'Amérique 40 genres, nombres comprenant quelques genres communs aux deux continents, soit plus de 60 % du total des 3 plus grandes tribus.

La famille des Césalpinoïdées s'évanouit à mesure que l'on s'approche de l'Asie-Malésie. Seuls les genres *Cesalpinia*, *Intsia* (confiné aux secteurs maritimes) et la Cynométrée *Maniltoa* atteignent la Polynésie. Dans l'aire de l'Asie du sud-est et en Malésie, les Césalpinoïdées sont peu nombreuses. Ce type de répartition de la famille est très différent de celui que l'on observe chez de très nombreuses familles tropicales où il existe au contraire une forte concentration de genres primitifs dans cette partie du monde de l'ancienne Laurasie.

Remarquons aussi dans ces tableaux, l'abondance moins accusée toutefois que dans les tribus ci-dessus, des Dimorphandrées en Afrique, ainsi que des Swartziées en Amérique du sud. Cercées (Bauhiniées) et

Cassiées sont abondantes partout. Amphimantées en Afrique et Kramériées¹ en Amérique du sud sont unigénériques.

Remarquons encore l'existence d'un certain nombre de genres (en italiques) bi- ou ampli-continentaux, signes des liaisons anciennes intercontinentales.

GENRES AMÉRIQUE-AFRIQUE		GENRES PANTROPICAUX		GENRES AMÉRIQUE DU NORD-CHINE	
<i>Parkinsonia</i>	Césalpinées	<i>Cæsalpinia</i>	Césalpinées	<i>Gymnocladus</i>	Césalpinées
<i>Hæmatoxylon</i>	Césalpinées	<i>Peltophorum</i>	Césalpinées	<i>Gleditsia</i>	Césalpinées
<i>Hoffmanseggia</i>	Césalpinées				
<i>Swartzia</i>	Swartzées				
<i>Guibourtia</i>	Cynométrées	<i>Copaifera</i>	Cynométrées		
<i>Crudia</i>	Cynométrées	<i>Cynometra</i>	Cynométrées		
		<i>Cassia</i>	Cassiées	GENRES AFRIQUE-ASIE-MALÉSIE	
		<i>Dialium</i>	Cassiées	<i>Pterolobium</i>	Césalpinées
		<i>Bauhinia</i> (s. l.)	Bauhiniées	<i>Sindora</i>	Cynométrées
GENRES AMÉRIQUE-EUROPE				<i>Erythrophleum</i>	Dimorphandrées
<i>Cercis</i>	Bauhiniées				

Il est vraisemblable qu'une systématique plus avancée permettrait d'établir de continent à continent, des affinités entre d'autres genres dont il faudrait tenir compte dans une étude détaillée de l'évolution et des migrations des tribus.

Il est important d'observer qu'à l'exception de certains genres de la tribu des Césalpinées il n'y a aucun représentant des Césalpinioïdées tropicales dans la zone tempérée nord. Aux États-Unis, on observe l'existence de 6 genres tropicaux de Césalpinées : *Gleditsia*, *Cercidium*, *Parkinsonia*, *Hæmatoxylon*, *Hoffmanseggia*, *Cæsalpinia*, et de deux genres communs avec la Chine, *Gleditsia*, *Gymnocladus*. Aucun de ces genres n'est représenté en Europe autrement que par des fossiles. Font exception, parmi les Cercées (Bauhiniées) le seul *Cercis*, « l'arbre de Judée » présent de la Méditerranée orientale aux U.S.A.

Plus généralement il faut constater la quasi-absence de jalons vivants ou fossiles de Césalpinioïdées dans la Laurasia qui attesteraient l'existence de centres de Césalpinioïdées allant de l'Asie du sud-est à l'Europe à travers l'Asie centrale, comme cela s'est présenté pour d'autres familles tropicales. Des fossiles — toujours à rechercher — permettraient d'informer ou de confirmer cette observation. Faute de reliques fossiles ou vivantes, il faut tirer cette conclusion que les Césalpinioïdées eurent (à l'exception de la tribu des Césalpinées, et du genre *Cercis*), une origine gondwanienne. Elles se formèrent dans des centres tertiaires africains et américains du sud.

1. Tribu contestée par certains botanistes qui rattachent les Kramériées à d'autres familles.

Dimorphandra Mora	<i>Erythrophleum</i> Burkea Stachythyrsus Pachyelasma	<i>Erythrophleum</i> Burkea		<i>Erythrophleum</i>	<i>Erythrophleum</i>	<i>Erythrophleum</i> Synpetalandra	<i>Erythrophleum</i>	<i>Erythrophleum</i>
----------------------	--	--------------------------------	--	----------------------	----------------------	---------------------------------------	----------------------	----------------------

3. — SWARTZIÉES

<i>Swartzia</i> <i>Holocalyx</i> Aldina Bocoa Candolleodendron Cashalia Exostylia Lecointea Zollernia	<i>Swartzia</i> Baphiopsis Cordyla Mildbraediotendron	<i>Swartzia</i> Baphiopsis Cordyla Mildbraediotendron		Cordyla				
---	--	--	--	---------	--	--	--	--

4. — KRAMÉRIÉES

Krameria								
----------	--	--	--	--	--	--	--	--

5. — CYNOMÉTRÉES

Pseudocopainia Vouacapoua <i>Copaifera</i> <i>Crudia</i> <i>Cynometra</i> Stuhlia Dicymbe Cenostigma	<i>Afzelia</i> Augouardia Baikiaea Childlovia Colophospermum <i>Copaifera</i> <i>Crudia</i> <i>Cynometra</i> Daniellia Detarium Euryptalum	<i>Afzelia</i> Baikiaea <i>Cynometra</i> Daniellia	Baikiaea Colophospermum	<i>Cynometra</i>	<i>Afzelia</i> <i>Cynometra</i>	<i>Afzelia</i> <i>Cynometra</i>	<i>Afzelia</i> <i>Copaifera</i>
---	--	---	----------------------------	------------------	--	--	--

Suite page suivante

AMÉRIQUE N	AMÉRIQUE C, S, ANTILLES	EUROPE, ASIE W, MÉDITERRANÉE	AFRIQUE W et C	AFRIQUE NE et E	AFRIQUE S	MADAGASCAR	INDE	ASIE SE	CHINE	MALÉSIE	AUSTRALIE PAPOASIE
	Poeppigia		Gilletiodendron								
	<i>Guibourtia</i>		Gossweilrodendron								
	Dicymboposis		<i>Guibourtia</i>	<i>Guibourtia</i>							
	Campsian-dra		Hylodendron								
			Hymenostegia								
	Sclerobium		Lebruniodendron								
	Batesia		Leonardoxa		Schotia						
			Loesenera								
			Neochevalierodendron								
			Oxystigma	Oxystigma							
			Scorodophleus	Scorodophleus							
			<i>Sindora</i>					<i>Sindora</i>		<i>Sindora</i>	
	Phyllocarpus		Pterygopodium								
	Prioria		Sindoropsis								
	Tylacanthus		Stemonecoleus								
	Recordoxylon		Talbotiella								
			Tessmannia	Tessmannia							
	Pterogyne		Zenkerella	Zenkerella		<i>Intsia</i>	<i>Intsia</i>	<i>Intsia</i>		<i>Intsia</i>	<i>Intsia</i>
	Hymenaea			<i>Intsia</i>							
				Trachylobium		Trachylobium					
							Maniltoa	Maniltoa			Maniltoa
								Kingiodendron			Kingiodendron
							Hardwickia				

Brownea	Anthothonia				
Elisabetha	Aphanocalyx				
Eperua	Berlinia		Bathiaea		Lycidice
Goniorrhachis	Brachystegia	Brachystegia			
Heterostemon	Cryptosepalum	Cryptosepalum			
Macrolobium	Didelotia				
Palouca	Englerodendron	Englerodendron			
Peltogyne	Eurypetalum				
Tachigalia	Gilbertiodendron			Amherstia	
	Isoberlinia	Isoberlinia			
	Isomacrobium				
	Julbernardia	Julbernardia			
	Paramacrobium	Paramacrobium	Tamarindus		
	Leonardendron				
	Librevillea				
	Michelsonia				
	Microberlinia		Apaloxylon		
	Monopetalanthus				
	Oddoniodendron				
	Paraberlinia				
	Pellegriniodendron				
	Polystemonanthus				
	Pseudomacrobium			Humboldtia	Leucostegane
	Tetraberlinia				
	Toubaouaté				
	Triplisomeris				
	Zingania				

Suite page suivante

AMÉRIQUE N	AMÉRIQUE C, S, ANTILLES	EUROPE, ASIE W, MÉDITERRANÉE	AFRIQUE W et C	AFRIQUE NE et E	AFRIQUE S	MADAGASCAR	INDE	ASIE SE	CHINE	MALÉSIE	AUSTRALIE PAPOUASIE
7. — AMPHIMANTÉES											
			Amphimas								
8. — CERCÉES (BAUHINIÉES)											
<i>Cercis</i>	Bauhinia	<i>Cercis</i>	Bauhinia Bandeiræa Gigasiphon Griffonia Piliostigma Tylosema	Bauhinia Gigasiphon Piliostigma		Bauhinia Gigasiphon	Piliostigma	Piliostigma	Piliostigma	Gigasiphon	Bauhinia Piliostigma
9. — CASSIÉES											
<i>Cassia</i>	Apouleyia <i>Cassia</i> <i>Dialium</i> Androcalymma Cavaræa Dicorynia Martiodendron Martusia	Ceratonia <i>Cassia</i>	Bandeiræa <i>Cassia</i> <i>Dialium</i> Distemonanthus Duparquetia	<i>Cassia</i> <i>Dialium</i>		Baudouinia <i>Cassia</i> <i>Dialium</i> Elignocarpus Mendreavia	<i>Cassia</i>			<i>Dialium</i> Ulttienia Dansera Kompassia	<i>Cassia</i> Storckiella Petalostylis

Dans la Pangée, avant la dislocation du monocontinent, des échanges eurent lieu notamment entre lignées africaines et lignées américaines, l'Afrique et l'Amérique du sud étant longtemps connexes. Les évolutions se firent indépendamment, dans chaque tribu, à l'échelle continentale, ce qui explique le nombre relativement petit des genres communs à l'Afrique et à l'Amérique du sud.

CAS DES CÉSALPINIÉES

Il reste à envisager en priorité d'ancienneté le cas assez extraordinaire de la tribu des Césalpinées, que nous avons évoqué autrefois déjà (AUBREVILLE, 1969). Les Césalpinées sont probablement les plus anciennes de la famille, si l'on remarque, sauf quelques exceptions, leurs feuilles bipennées (ainsi que les Dimorphandrées), caractère que l'on considère généralement comme un signe d'archaïsme. Ce sont aujourd'hui des arbustes ou petits arbres (rarement des herbacées), souvent épineux, vivant en pleine lumière dans des formations xérophiles, sur sols rocailloux ou sableux. Souvent aussi ils se signalent par de belles fleurs colorées qui les font rechercher pour les jardins en pays chauds. La phytogéographie nous apporte d'autres informations. En effet, en Amérique du sud, les Césalpinées n'existent pas dans la forêt amazonienne trop humide, sauf rares exceptions (*Jacqueshuberia*, lisières, fourrés). Abondantes en Amérique centrale, elles disparaissent dans la région amazonienne, pour réparaître nombreuses dans le nord de la République Argentine où BUCKART (1952), spécialiste des Légumineuses, a reconnu de nombreuses espèces, formant la plus forte concentration mondiale de Césalpinées. Certains genres ont donc en Amérique deux aires disjointes, l'une au nord de l'équateur, l'autre au sud.

En Afrique sèche orientale et australe, on trouve partout des Césalpinées, à Madagascar, en Afrique du sud, de l'Éthiopie au désert du Namib; mais par contraste une disjonction remarquable de l'Afrique occidentale et centrale, sèche et humide. Il y a de très rares exceptions : un *Cesalpinia* lianescent sur les côtes du Golfe de Guinée, et un *Bussea*, petit arbre à belles fleurs jaunes de la forêt dense équatoriale poussant au bord des cours d'eau (alors que le centre de densité du genre est en Afrique orientale). Plusieurs genres sont communs au désert de Namib et à la République Argentine, témoins de liaisons quand les deux continents étaient connexes, tels que : *Peltophorum*, *Cesalpinia*, *Parkinsonia*, *Hoffmanseggia*, *Hematoxylon*, la prépondérance numérique restant acquise à l'Amérique du sud.

Nous suggérons une hypothèse pour expliquer la distribution des Césalpinées africaines et américaines. Leur origine fut laurasienne contrairement à celle des Amherstiées et Cynométrées qui est gondwanienne. La trace de cette origine pourrait être marquée par les aires des quelques Césalpinées existant encore dans l'hémisphère boréal entre l'Amérique du nord de la Chine, *Gleditsia* et *Gymnocladus*, et notamment l'espèce relique de *Gleditsia* survivant au sud de la mer Caspienne. Des fossiles

du type Légumineuses Césalpinioïdées ou Césalpinées ont été trouvées en Europe, mais il est impossible de savoir à quelle tribu ils appartiennent. La persistance de genres de Césalpinées actuelles de la flore laurasienne entre l'Amérique du nord et la Chine, permet de supposer que ces fossiles sont plutôt des restes de Césalpinées. Sauf ces rares exceptions les Césalpinées suivirent le déplacement général des flores chaudes vers le sud en sens inverse du déplacement des continents et envahirent les milieux xériques. En fait l'invasion au cours d'une longue période sèche générale, s'étendit sur tout le Gondwana. En Amérique du nord, il reste dans les régions arides des *Cercidium*, *Parkinsonia*, *Hæmatoxylon*, *Hoffmanseggia*, *Cæsalpinia*. Toute l'Amérique du sud fut occupée par la flore des Césalpinées, depuis l'Amérique centrale jusqu'à la pointe sud du continent. De même l'Afrique aride entière fut occupée par les Césalpinées, des échanges étant possibles — comme nous l'avons dit — avec l'Amérique du sud; Madagascar qui occupait une position à hauteur des Somalies connut aussi l'afflux des Césalpinées. Il est vraisemblable qu'un autre centre laurasien existait en Chine, relié primitivement avec un centre européen. Il fut à l'origine de la flore des Césalpinées actuelles de l'Asie du sud-est et de la Malésie.

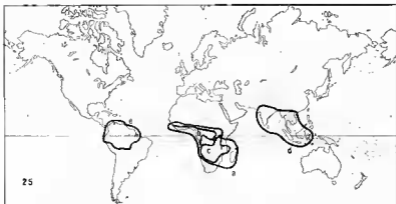
La descente « apparente » de l'équateur vers le sud-ouest coïncida avec (ou fut à l'origine de) la formation puis de la prolifération des Césalpinioïdées dans la bande humide équatoriale. Cette puissante flore élimina sur son passage la flore xérophile des Césalpinées. En Amérique elle donna naissance à la flore amazonienne qui coupe en deux aires séparées la flore plus ancienne des Césalpinées. En Afrique la coupure en deux parties de la flore Césalpinienne fut partiellement réalisée seulement. Cette dernière flore disparaissait presque totalement, de l'Afrique occidentale et de l'Afrique centrale, mais se maintenait tout le long de l'Afrique orientale, de l'Éthiopie à l'Afrique du sud, et remarquablement aussi à Madagascar.

La Malésie conserva aussi une partie de sa flore sèche de *Peltophorum*, *Cæsalpinia* et *Pterolobium* (Pl. 9, 26). Les genres *Acrocarpus* et *Wagatea* persistèrent sur les côtes de l'Océan Indien.

Nous conclurons que les Césalpinées par leur type morphologique primitif et la primauté de leur extension dans le monde tropical, celle-ci précédant celle des Césalpinioïdées, méritent dans l'échelle systématique un rang supérieur à celui d'une tribu, et à mon avis pourraient être considérées comme formant une sous-famille séparée.

A ma connaissance il n'y a pas de relique dans l'hémisphère boréal tempéré d'une flore tropicale des Césalpinioïdées, à la seule exception du genre *Cercis* (Bauhiniées) présent aux U.S.A., autour de la Méditerranée et se prolongeant jusqu'au Moyen-Orient et en Iran (arbre de Judée). La flore des plus importantes tribus des Césalpinioïdées est bien une flore gondwanienne qui prit essentiellement naissance dans la partie occidentale du Gondwana : Amérique du sud et Afrique.

Il reste encore à expliquer la présence de rares genres de la tribu des Amherstiées et de celle des Dimorphandrées, de l'Inde à l'Asie du sud-est, la Malésie et jusqu'en Chine (Lycidice). Ils sont très peu nombreux en comparaison de ceux des tribus des Cynométrées, Amherstiées et Swart-



Pl. 9. — 25, Centres actuels de concentration des Césalpinioïdées : a, africaines; b, guinéo-congolaises; c, forêts claires australes; d, dispersion asiatico-malésienne; e, amazoniennes; 26, aire du genre *Pterolobium* d'après VIDAL & HUB. (les chiffres indiquent le nombre des espèces par régions); 27, aire de la famille des Winteracées d'après A. C. SMITH (1943) et TAKHTAJAN (1969).

ziées africaines et américaines. Leur position géographique strictement orientale fait penser à une origine laurasienne. Le genre *Sindora* (Cynométrées), a une aire malésienne d'où a essaimé une espèce qui est demeurée perdue sur le littoral du Gabon et dont l'origine reste mystérieuse, faute de jalons fossiles intermédiaires entre la Malésie et le Gabon¹. Le genre *Saraca* également malésien et indien n'a pas d'autre prolongement connu. En attendant une documentation plus complète nous admettons l'existence ancienne d'un centre secondaire extrême-oriental laurasien d'Amherstiées, Cynométrées, et Bauhiniées.

Le cas des Cassiées soulève d'autres problèmes. Le genre *Cassia*, pléthorique Cassiée avec 451 espèces distribuées partout dans le monde tropical, mais aussi dans le monde tempéré de l'Amérique du nord à l'Océanie, ainsi que le genre *Ceratonia* (Caroubier) méditerranéen, évoquent une origine laurasienne de la tribu.

La petite tribu des Swartziées est essentiellement gondwanienne sud-américaine et africaine et ne s'étend pas dans l'hémisphère oriental.

Nous nous attarderons encore un peu sur la tribu des Dimorphandrées. On peut la ranger *a priori* parmi les Césalpinioïdées les plus primitives en raison de ses feuilles bipennées. Elle ne compte que 6-7 genres, de l'Amérique du sud à l'Australie, l'Afrique étant favorisée de 4 genres. L'un d'eux est phytogéographiquement remarquable, parce qu'il est présent dans tout le monde tropical, à l'exception de l'Amérique. Ce genre *Erythrophleum* existe notamment en Asie du sud-est, en Chine, et en Australie. Les arguments ne manquent pas pour lui attribuer une origine exceptionnellement laurasienne, impliquant une invasion de l'Afrique sèche à l'époque où la tribu des Césalpiniiées dominait dans toute l'Afrique, avant l'explosion des Césalpinioïdées. On peut aussi soutenir que le genre étant présent en Australie pourrait être aussi bien gondwanien. Faute de documents paléobotaniques il nous est difficile de conclure.

Les grands faits que nous croyons avoir mis en évidence sont : la dominance gondwanienne sud-américano-africaine de la famille des Césalpinioïdées; l'origine primitive laurasienne de la tribu des Césalpiniiées et vraisemblablement aussi celle des Cassiées, des Bauhiniées et des Dimorphandrées.

LE PASSAGE DES FLORES GONDWANIENNES AUSTRALES VERS L'OUEST PAR LA VOIE ANTARCTIQUE

La dislocation du Gondwanaland commence à la fin du Permien (180-185 M.A.). L'Atlantique sud s'ouvre vers 130 M.A. La séparation de l'Afrique et de l'Amérique du sud sera bien établie entre 100-50 M.A. Il en est de même à l'Est de l'Afrique.

1. Nous avons déjà noté (AUBRÉVILLE, 1969 : 225) le rapprochement fait par M^{me} VAN CAMPO (1963) du pollen des *Sindora* africains avec celui d'une espèce de la Sibérie occidentale, du Jurassique-Paléocène, *Loranthacites pilatus*.

Ainsi dès le début du Crétacé, l'Afrique du sud semble bien isolée par des fossés (rifts) qui forment des obstacles à des transferts de flore par le sud.

Or il est évident que de tels transferts eurent lieu. Sans eux il serait impossible de concevoir ces divisions de certaines flores, l'une atlantique, l'autre indo-pacifique qui attestent une origine commune.

Une première explication s'impose lorsque l'on observe que si le passage par la voie australe fut bouché par la glaciation permo-carbonifère jusque 180-185 M.A., de cette date à celle du début de la dérive dans l'hémisphère sud, manifeste vers 130 M.A. par l'ouverture par le sud de l'Atlantique sud, une possibilité s'ouvrit aux migrations des flores australes. Cette époque est connue comme celle du développement des Angiospermes. Durant 50 M.A. environ, une route australe de migration fut donc ouverte aux proto-angiospermes.

SCHUSTER ainsi que DIETZ & HOLDEN pensent qu'à la fin du Trias (environ 180 M.A.) les fossés séparant l'Antarctide de l'Amérique du sud et de l'Afrique étaient étroits et ne constituaient pas une barrière infranchissable pour des migrations de plantes.

D'autres possibilités de migration apparaissent encore beaucoup plus tard au début du Tertiaire, alors que l'Antarctide était encore soudée au sud de l'Afrique. Vers 60-65 M.A., l'Antarctide pouvait comprendre des secteurs à climat tempéré ou chaud, favorables à des migrations de flore. C'est cette voie qu'emprunta vraisemblablement le genre *Nothofagus* dont des restes fossiles ont été découverts dans l'île Seymour (env. 60°S) et dans le Mae Murdo Sound (env. 80°S) sur les bords de l'Antarctide (SCHUSTER, 1972, VAN STEENIS). De même s'explique la migration par l'Antarctide du genre *Araucaria*. Issu de la Nouvelle-Guinée déjà subtropicale, ou de l'Australie orientale ou de la Nouvelle-Zélande, il put se propager jusqu'à la côte pacifique du Chili, laissant des fossiles d'âge oligocène sur les côtes de l'Antarctide (FLORIN, 1963). La chaîne des *Araucaria* vivants ou fossiles est marquée schématiquement sur la figure 28 de la planche 10.

Enfin, même en dépit de l'ouverture de l'Atlantique sud, du sud vers le nord, des possibilités de franchissement antarctiques existèrent sans doute par des chemins de « sauts de pierre » (stepping stones) offerts entre l'Antarctide et l'Amérique du sud par les îles du « Scotia Arc » (SCHUSTER, 1972).

Ainsi, nonobstant les glaciations permienues, des migrations de l'Est à l'Ouest purent se faire de l'Australie à l'Amérique du sud, au sud de l'Afrique du sud, soit par des proto-angiospermes au Trias et au Jurassique, ou plus tard encore au Crétacé supérieur. Celles-ci ont laissé des traces sous forme de fossiles de *Nothofagus* et d'*Araucaria*. Mais cette voie devait être empruntée par beaucoup d'autres familles tropicales ou subtropicales dont certains genres étaient capables de s'adapter temporairement à des conditions climatiques tempérées¹.

1. Citons par exemple : *Eucryphia*, Cunoniacées, *Xylosma*, *Laurelia*, *Metrosideros*, *Draupes*, *Pernettya*, etc.

Sans doute aussi peuvent s'expliquer les invasions en Afrique du sud de familles australiennes directement de l'Australie ou par l'intermédiaire de l'Antarctide, telles que les Protéacées, après les glaciations permienne. Immédiatement après la fonte des glaciers, elles trouvèrent un champ libre à leur expansion et à l'explosion de leur spéciation. N'est-il pas permis de penser que les Epacridacées australiennes, comparables aux Protéacées par leur morphologie et leur même exubérance australienne, prirent la même route d'invasion vers l'Afrique du sud, laquelle fut pour elles au surplus une voie d'évolution, puisqu'il n'y a pas d'Epacridacées en Afrique mais des Ericacées, morphologiquement très proches, et très diversifiées en Afrique du sud autant que le sont les Protéacées de la flore capienne.

UN EXEMPLE DE MIGRATION PAR LA VOIE ANTARCTIQUE : LA FAMILLE DES WINTÉRACÉES

Cette famille (Pl. 9, 27) proche des Magnoliacées est typiquement australe. Elle comprend 6 genres et environ 90 espèces : *Drimys* est exclusivement d'Amérique centrale et d'Amérique du sud, 4 sp.; *Tasmannia*¹, Australo-papouasie, 36 esp. dont 1 seule a franchi la ligne Wallace et s'étend sur une partie de la Malésie (Philippines, Bornéo); *Bubbia*, 30 esp., Nouvelle-Guinée, NE Australie, Nouvelle-Calédonie. Une espèce a été décrite à Madagascar²; *Pseudowintera*, 3 esp., Nouvelle-Zélande; *Belliohum*, Nouvelle-Calédonie, 4-8 esp.; *Tetrathalamus*, Nouvelle-Guinée, 1 esp. La famille n'existe ni en Afrique, ni en Eurasie. Les deux genres de Nouvelle-Calédonie, *Zygogynum* et *Exospermum* cités par SCHUSTER (1972) chez les Wintéracées sont parfois plutôt placés chez les Dégénériacées.

L'unique Wintéracée malgache attribuée à *Bubbia* par CAPURON (1963), semble être une relique de l'époque où l'Australie était proche de l'Afrique et de Madagascar, avant la dérive vers l'Est.

L'aire du genre *Drimys* étendue depuis le Cap Horn à l'extrémité sud de l'Amérique du sud jusqu'au delà du canal de Panama indique un transfert par la route de l'Antarctide, à l'époque permienne de la Pangée, d'ancêtres proto-wintéracéens.

LA MIGRATION DE LA FLORE AUSTRALO-PAPOUE

Nous avons rassemblé sous ce nom de Flore australo-papoue (AUBREVILLE, 1975) tous les genres archaïques, d'Angiospermes et de Gymnospermes, présents en Australie orientale, en Nouvelle-Guinée, et dans les chapelets d'îles océaniques qui, en forme d'arcs, entourent l'Australie

1. Proche de *Drimys*.

2. Wintéracée certaine mais rapprochement avec *Bubbia* à préciser.

à grande distance, endémiques ou communs à plusieurs territoires insulaires. Cette Flore est actuellement abondamment mélangée à des éléments de la flore malésienne et indo-malésienne qui ont envahi l'Australasie dès que celle-ci dans sa dérive vers l'Est vint buter contre le plateau malésien à l'Oligocène (30-35 M.A., MELVILLE, 1975). La ligne Wallace qui sépare biologiquement l'Indo-Malésie de l'Australo-papouasie fut également franchie en sens inverse par des éléments australasiens. Les deux flores initiales sont aujourd'hui imbriquées, de sorte que sur la façade tropicale de l'Océan pacifique depuis la Chine du sud jusqu'à la Nouvelle-Calédonie et aux Iles Fidji, se concentrent les reliques de flores très anciennes, dont l'évidente exceptionnelle richesse, reconnue justement par A. C. SMITH (1967), TAKHTAJAN (1969) et VAN STEENIS, fit penser à ces botanistes que ces territoires indo-malésiens et australasiens étaient le berceau des Angiospermes. Cette conception ne fut pas acceptée par d'autres auteurs (SCHUSTER, 1972), AXELROD, CRONQUIST (1968), ni par nous-même (1975). La flore dite de « l'Assam à Fidji » (TAKHTAJAN) est une survivance d'un mélange d'une flore primitive asiatico-malésienne, donc laurasienne, et d'une flore gondwanienne australo-papoue très primitive mais d'introduction relativement récente. Certainement l'Australo-papouasie fut un des centres gondwaniens d'origine des Angiospermes. De même l'Asie du sud-est et la Malésie furent un autre centre laurasien d'origine.

Dans tous les travaux publiés récemment sur cette phase australe du démembrement de la Pangée, nous avons noté l'opinion de RAVEN & AXELROD, lesquels datent de la fin du Crétacé supérieur (80 M.A.) la séparation de l'ensemble Antarctide-Australasie du continent africain (Gondwana sud). Il est aussi reconnu qu'à la fin du Crétacé les deux continents Antarctide et Australie étaient toujours joints; leur séparation ne se serait faite qu'à l'Éocène inférieur (50 M.A., WEISSEL & HAYNE, 1971).

Particulièrement intéressante est l'étude paléobiogéographique de l'Australasie depuis le détachement du Gondwana sud jusqu'au contact des plaques tectoniques de l'Australasie et de la Malésie, par RAVEN & AXELROD (1972), synthèse de très nombreux travaux dont la bibliographie, comportant 132 numéros, est ajoutée à l'ouvrage de RAVEN & AXELROD que je viens de citer.

Une explication y est apportée à la curieuse formation d'archipels en arcs autour de l'Australie Est, par la rupture de la plaque australienne commencée au Crétacé supérieur (80 M.A.), avec un croquis reconstituant l'Australasie primitive, dû à GRIFFITH et ses collègues.

LA DISJONCTION AFRICAINE

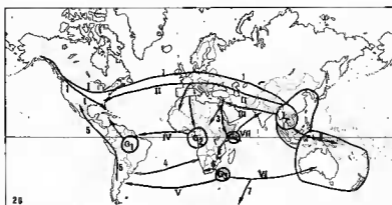
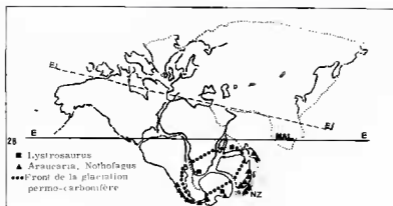
De nombreuses familles sont amphitropicales, ayant une aire américaine et une aire asiatico-malésienne. Nous en avons donné quelques exemples. Entre ces aires l'Afrique reste vide. La disjonction africaine est un fait commun, un phénomène phytogéographique (sur lequel nous avons

attiré l'attention depuis 1955 en l'appelant « la disjonction africaine »). Il est en rapport avec la « disjonction européenne », celle-ci due au refroidissement de la fin du Tertiaire et aux glaciations quaternaires qui ont amené l'extinction de nombreux genres de la flore tertiaire européenne, avec comme conséquence la pauvreté actuelle de la flore européenne par rapport aux flores américaine et asiatique. Mais l'Afrique n'a pas connu de véritables périodes glaciaires bien que l'on ait constaté des périodes de refroidissement dans les montagnes de l'Afrique orientale, mesurées par les variations du niveau des grands lacs qui étaient alimentés par les glaciers environnants.

L'explication de cette disjonction fréquente tient à l'histoire du Gondwana dans la Pangée. L'Afrique fut un continent largement isolé de l'Amérique du nord, de l'Europe, et de l'Asie. Il eut des contacts restreints et discontinus avec l'Europe, avec l'Asie occidentale, mais il resta en réalité nettement séparé de la Laurasia, c'est-à-dire de la flore américano-sud asiatico-malésienne. Ses liaisons demeurèrent au contraire longtemps assurées avec l'Amérique du sud et avec l'ensemble Antarctide-Australasie, c'est-à-dire avec ce qui fut le domaine essentiel hors l'Afrique des flores gondwaniennes. Les liaisons africaines intercontinentales entre les deux flores laurasienne et gondwanienne sont des cas particuliers qui doivent être considérés famille par famille, genre après genre. Il est probable aussi que la concurrence entre les deux flores s'est manifestée chaque fois qu'il y eut des intrusions d'une flore sur le territoire de l'autre flore. La flore guinéo-congolaise par exemple a un pouvoir d'expansion, quand les conditions climatiques lui sont très favorables, qui lui font rejeter toutes les introductions de groupes floristiques laurasien, de même qu'elle a éliminé chez elle tous les vestiges des Gymnospermes, aux rares exceptions près dans les montagnes. Après le contact de l'Australasie avec le plateau malésien, la flore gondwanienne australo-papoue s'est trouvée en concurrence avec la flore indo-malésienne; il y eut donc mélange mais aucune des deux n'a éliminé l'autre. Il y eut probablement un partage dont il serait intéressant de préciser le déroulement et les résultats actuels.

LA FLORE MALGACHE, MÉLANGE GONDWANIEN AFRICAÏN, MALGACHE, AUSTRALO-PAPOU ET LAURASIEN MALÉSIEN

Madagascar qui fut longtemps au contact de l'Afrique, a une flore riche en taxons identiques ou affines de taxons africains. Nous avons déjà rappelé (1976) que PERRIER DE LA BÂTHIE indiquait : 170 genres communs avec l'Afrique (15,1 %), 43 genres endémiques malgaches affines de types africains; 115 genres soit 24 % strictement malgaches; 535 genres soit 47,7 % d'éléments pantropicaux; 78 genres soit 7 % d'éléments orientaux plus 20 genres affines de types indo-malésien; 77 genres soit 7 % d'éléments austraux (Afrique australe, Océanie, Amérique du sud), sur une flore totale reconnue de 1124 genres. Les apports asiatico-malésien provien-



Pl. 10. — 28, Croquis montrant l'emboîtement hypothétique des continents à l'ère permienne, avant leur dislocation au Crétacé, ainsi que les possibilités du passage de la flore gondwanienne australe par la voie antarctique vers l'Amérique du sud; *Lystrosaurus* 200 M.A.; chaînes des *Araucaria* et des *Nothofagus*, vivants et fossiles; front de la glaciation permio-carbonifère; *Ej*, Équateur jurassique-crétacé inférieur 135 M.A.; *Mal*, Malésie; *Nz*, Nouvelle-Zélande; 29, Migrations et radiations présumées cénozoïques ou mésozoïques des flores tropicales et subtropicales; G, centres gondwaniens; G₁, sud-américain; G₂, centrafricain; G₃, australo-papou; G₄, indo-malgache; L, centre laurasien fixe asiatico-malésien. — Flores laurasienues : I, flore alaskienne-eurasiatique-sino-malésienne, la plus primitive; 1, dérivation alaskienne-nord américaine; II, flore nord-américaine-eurasiatique-malésienne; III, voie himalayenne et 3, dérivations vers l'Afrique orientale et Madagascar. — Flores gondwaniennes : IV et 4, flore africano-sud américain-antillaise; V, flore australo-papoue sud américaine; 5, extension andine; 6, flore australo-papou-capicienne; VI, flore australo-papoue-antarctique; 7, dérivation antarctique; 8, liaison mésozoïque asiatico-malésienne-australopapoue; VII, liaisons indo-malgache et africano-malgache.

nent des relations directes qui existaient entre l'île à la fin du Crétacé et l'Asie laurasienne (voie 3 sur la fig. 29 de la Pl. 10). Les relations avec l'Inde ne sont pas mises en évidence dans l'analyse de PERRIER DE LA BÂTHIE; les apports de la flore australo-papoue ne sont pas mis en lumière; ils sont

incorporés dans une rubrique "éléments austraux" qui vont de l'Afrique australe à l'Océanie et à l'Amérique du sud. Une nouvelle analyse serait nécessaire qui séparerait les apports suivant des véritables origines : africaine gondwaniennne, laurasienne, malésienne par le canal de l'Afrique du nord-est; australo-papoue avant la séparation de l'Australasie et de l'Antarctide du Gondwana et enfin restes gondwaniens de relations directes avec l'Inde avant la dérive de celle-ci.

La flore malgache par ses rapports très anciens avec les flores australo-papoues et asiatiques laurasienne est probablement la plus extraordinaire des flores régionales africaines.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Ainsi se termine ici ce travail de synthèse sur l'apparition et la distribution des flores tropicales. Nous avons utilisé les résultats des recherches les plus récentes des géophysiciens et des phytogéographes qui ont renouvelé depuis quelques années seulement nos connaissances sur l'histoire de la Terre et de ses flores. Il est sûr que beaucoup de révisions seront encore nécessaires car le domaine à explorer est si vaste et si peu connu qu'il nécessitera des promotions de botanistes et de géophysiciens se relayant dans le temps, rectifiant — pour tenir compte des documents toujours nouveaux venus à la lumière — des affirmations qui parfois manquaient, presque inévitablement, de bases d'une solidité longuement éprouvée.

Mais nous croyons qu'il est bon d'aller toujours en avant de faits parfois chichement distribués, de laisser aller les réflexions, l'intuition et l'imagination qui regroupent ces faits dans des ordres vraisemblables. La compréhension du monde exige des hypothèses satisfaisantes pour l'esprit qui devance les strictes déductions. La recherche de l'explication du monde exige de la passion intellectuelle de la part des chercheurs.

En divisant les flores mondiales en deux grands groupes, flores laurasienne et flores gondwaniennes, distinctes bien qu'ayant eu des contacts, nous apportons d'abord une explication à cette observation valable, mais un peu simpliste si on ne la dépasse pas, que les flores terrestres se divisent en flores de l'hémisphère nord et flores de l'hémisphère sud séparées — on ne voit pas *a priori* pourquoi — grossièrement par l'équateur. La raison de ce partage est qu'il s'agit de flores originaires des deux sous-continentes pangéens : la Laurasie et le Gondwana. Le premier est de l'hémisphère boréal, le second est en grande partie austral. Elles eurent des influences réciproques, mais aussi elles évoluèrent chacune de façon autonome dans leur propre domaine géographique. La considération des deux flores tertiaires tropicales laurasienne et gondwaniennne qui commande le développement de l'actuelle flore terrestre, tropicale et probablement aussi tempérée, nous a permis aussi de faire comprendre l'étonnante disjonction africaine.

Cependant dans la Pangée, avant la coupure mésogéenne, les flores

des proto-angiospermes, ancêtres inconnus des Angiospermes, eurent la possibilité de migrer, de se mêler. C'est pourquoi dans l'ensemble si divisé aujourd'hui des Angiospermes, on a l'impression de reconnaître un fond commun dans une homogénéité supérieure de toutes les flores terrestres, au-delà de tous les critères habituels de nos classifications classiques, essentiellement conçues à partir des fleurs.

Nous avons aussi admis cette hypothèse conductrice vraisemblable que les flores se sont diversifiées et développées préférentiellement dans les zones les plus chaudes du Globe et probablement près des mers, et de l'eau en général, parce que c'était là que la vie des plantes pouvait être la mieux protégée contre les altérations climatiques graves, aridité et glaciations et que les conditions de milieu y sont stables et favorables à l'évolution. Cette théorie est aujourd'hui partagée par plusieurs botanistes.

De tels lieux furent probablement nombreux à la surface de la Terre, c'est pourquoi nous pensons qu'il n'y eut pas pour les flores un unique centre d'origine, mais des centres d'origines et d'évolution d'abord indépendants géographiquement, les uns laurasiens, les autres gondwaniens. Nous sommes à cet égard demeuré dans la ligne de notre théorie de l'origine polytopique des Angiospermes (1974). Les déplacements relatifs des plaques qui composent la croûte terrestre ont imposé des migrations des flores qu'elles portaient, une adaptation continue des phylums, car nous croyons à l'écologie qui a toujours commandé l'adaptation aux milieux. Cela explique le découpage apparemment incompréhensible parfois des aires des taxons, et l'extinction de ceux qui physiologiquement en étaient incapables.

Dans l'histoire géologique, les flores furent constamment en mouvement et en évolution. Ces changements continuent de notre temps, mais si lentement qu'ils passent inaperçus. Les phytogéographes avertis peuvent cependant les déceler, car ils laissent des traces perceptibles. Et surtout ceux-ci trouvent un secours chez les paléobotanistes et notamment chez les paléopalynologues, puisque fort opportunément ces minuscules pollens survivent longtemps dans certaines conditions de milieu alors que les plantes mères ont disparu. Il devient donc possible si l'on a la chance de détecter des gîtes fossilifères de suivre les déplacements anciens des flores, sous réserve que les sondages soient assez nombreux et que les déterminations des pollens soient valables.

Alors, nous avons tenté avec une documentation malheureusement rarement abondante, puisée chez divers auteurs, de suivre les traces des anciennes migrations. Je pense que cet essai était possible et qu'il fut parfois concluant et acceptable pour l'esprit. Je ne suis pas toujours tombé d'accord avec les conclusions de certains de mes prédécesseurs. Cela est presque inévitable.

La découverte de centres d'origines des Angiospermes a tenté, puis divisé les paléobotanistes. Nous rappelons que nous n'avons pas suivi la conception d'un centre unique asiatico-malésien-australopapou, de A. C. SMITH, TAKHTAJAN, VAN STEENIS, mais nous croyons en ce qui concerne le seul monde regardant le Pacifique, qu'il y en eut deux, l'un tropical asiatique et malésien, stable au moins depuis le Tertiaire, et un second

australopapou, également tropical, créateur et conservateur de nombreuses Angiospermes parmi les plus primitives, gondwanien à sa naissance proche ce de l'Afrique, ayant disséminé quelques-uns de ses groupes primitifs autour de qui est aujourd'hui l'Océan Indien, groupes dont quelques-uns existent encore à Madagascar, avant d'être entraîné dans une dérive générale. SCHUSTER a exprimé sa conviction que le centre d'origine — si recherché des Angiospermes — était gondwanien et que le centre indonésien était le résultat d'une migration accidentelle à partir d'un berceau ancestral gondwanien et de son évolution, suivies d'autres notamment australopapoues. AXELROD place l'origine des Angiospermes dans les hautes terres subtropicales du Gondwana (Amérique du sud, Afrique).

Après notre synthèse nous croyons aussi que l'Afrique tropicale et subtropicale gondwanienne fut un centre d'irradiation des Angiospermes, avec un centre auxiliaire sud-américain, et des évolutions parallèles mais distinctes, en Afrique et en Amérique du sud. Au surplus, et chronologiquement sans doute, les plus anciens, nous croyons que la flore laurasienne américano-eurasiatique-malésienne fut irradiée à partir de centres d'origines tropicaux dans la zone boréale subarctique. Ils donnèrent naissance aux flores de proto-angiospermes tropicales de l'Amérique du nord, de l'Europe, de l'Asie et de l'Indo-Malésie qui eurent de grands caractères de ressemblance. Les actuelles flores tempérées sont des adaptations évolutives des flores tropicales originelles éteintes ou émigrantes.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE, A., 1936. — *Flore forestière de la Côte d'Ivoire*, ed. 1, 3 vol.; ed. 2 (1959).
 AUBRÉVILLE, A., 1955. — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale, *C. R. Soc. Biogéol.* 32 (278-280) : 42-49.
 AUBRÉVILLE, A., 1959. — Étude comparée de la famille des Légumineuses dans la flore de la forêt équatoriale africaine et dans la flore de la forêt amazonienne, *C. R. Soc. Biogéol.* 36 (314-316) : 43-57.
 AUBRÉVILLE, A., 1961. — Savanisation tropicale et glaciations quaternaires, *Adansonia*, ser. 2, 2 (1) : 16-91.
 AUBRÉVILLE, A., 1963. — Sapotacées, *Fl. Cambodge, Laos et Viêt-Nam* 3, 105 p.
 AUBRÉVILLE, A., 1964 a. — Problèmes de la mangrove d'hier et d'aujourd'hui, *Adansonia*, ser. 2, 4 (1) : 19-23.
 AUBRÉVILLE, A., 1964 b. — Sapotacées, *Adansonia*, Mémoires 1, 158 p.
 AUBRÉVILLE, A., 1966. — Légumineuses Césalpinoïdées, *Flore du Gabon* 15, 362 p.
 AUBRÉVILLE, A., 1968. — Les Césalpinoïdées de la Flore camerouno-congolaise, *Adansonia*, ser. 2, 8 (2) : 147-175.
 AUBRÉVILLE, A., 1969. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le Monde, *Adansonia*, ser. 2, 9 (2) : 189-247.
 AUBRÉVILLE, A., 1970. — La flore tropicale tertiaire au Sahara, *Adansonia*, ser. 2, 10 (1) : 9-14.
 AUBRÉVILLE, A., 1971. — Essai sur la géophylétique et l'écophylétisme des Manilkarées, *Adansonia*, ser. 2, 11 (2) : 251-265.
 AUBRÉVILLE, A., 1972 a. — La flore saharo-lybienne tropicale d'après Paul Louvet, *Adansonia*, ser. 2, 11 (4) : 583-592.
 AUBRÉVILLE, A., 1972 b. — Essais de géophylétique des Sapotacées II, *Adansonia*, ser. 2, 11 (4) : 425-436.

- AUBRÉVILLE, A., 1972 c. — Géophylétique des Buméliées et Sidéroxyllées, *Adansonia*, ser. 2, 12 (2) : 181-185.
- AUBRÉVILLE, A., 1973 a. — Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace, *Adansonia*, ser. 2, 13 (1) : 5-35.
- AUBRÉVILLE, A., 1973 b. — Distribution des Conifères dans la Pangée permienne, *C. R. Acad. Sc. Paris* 276 : 1873-1876.
- AUBRÉVILLE, A., 1973 c. — Géophylétique florale des Sapotacées, *C. R. Acad. Sc. Paris* 276 : 2641-2644 et *Adansonia*, ser. 2, 13 (3) : 255-271.
- AUBRÉVILLE, A., 1974 a. — Nouvelle théorie de l'origine polytopique des Angiospermes tropicales, *C. R. Acad. Sc. Paris* 278 : 245-247.
- AUBRÉVILLE, A., 1974 b. — Les origines des Angiospermes. 1^{re} partie, *Adansonia*, ser. 2, 14 (1) : 5-27.
- AUBRÉVILLE, A., 1974 c. — Origine polytopiques des Angiospermes tropicales. 2^e partie, *Adansonia*, ser. 2, 14 (2) : 145-198.
- AUBRÉVILLE, A., 1975 a. — Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales, *Adansonia*, ser. 2, 15 (1) : 31-56.
- AUBRÉVILLE, A., 1975 b. — Essais de géophylétique des Bombacacées, *Adansonia*, ser. 2, 15 (1) : 57-64.
- AUBRÉVILLE, A., 1975c. — La flore australo-papoue. Origine et distribution, *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 159-170.
- AUBRÉVILLE, A., 1975 d. — Madagascar au sein de la Pangée, *Adansonia*, ser. 2, 15 (3) : 295-305.
- AUFFRET, A. P. & GRUAS-CAVAGNETTO, C., 1975. — Les formations paléogènes sous-marines de la Manche orientale. Données palynologiques, *Bull. Soc. Géol. France*, ser. 7, 17 (5) : 641-655.
- AXELROD, D. I., 1970. — Mesozoic paleogeography and early angiosperm history, *Bot. Rev.* 36 (3) : 277-319.
- AXELROD, D. I., 1972. — Plate tectonics and problems of angiosperms history. XVII Intern. Zool. Congr., thème 1. Biogéographie et liaisons internationales au cours du Mésozoïque, 16 p.
- BESAJRIE, H., 1974. — Madagascar dans le cadre nouveau de la dérive gondwanienne, *Bull. Acad. Malg.* 51 : 1-15.
- BEUSEKOM, C. F. VAN, 1971. — Revision of *Meliosma* (Sabiaceae) section *Lorenzatea* excepted living and fossil, geography and phylogeny, *Blumea* 19 (3) : 355-529.
- BOUREAU, E., 1957 a. — A propos de la répartition des Diptérocarpacées fossiles, *C. R. Soc. Biogéo.* 34 (296-298) : 46-47.
- BOUREAU, E., 1957 b. — Étude paléoxylologique du Sahara. 23 : Sur une nouvelle espèce de bois fossile de Sterculiaceae récoltée, à Oumou-en-Namous (Libye) : *Sterculioxylon freulonii* n. sp., *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, ser. 2, 29 (1) : 112-120.
- BOUREAU, E. & LOUVET, P., 1975. — Sur deux espèces nouvelles ligneuses tertiaires nouvelles de la région de Ouauou-en-Namous (Libye), 95^e Congrès Nat. Soc. Sav. 3 : 11-42.
- BRENAN, J. P. M., 1967. — Leguminosae, subfamily Caesalpinioideae, *Flora of Tropical East Africa*, Crown Ag. Overs, Dev. London, 232 p.
- BRENNER, G. J., 1968. — Middle cretaceous spores and pollen from Northeastern Peru, *Pollen et Spores* 10 : 341-383.
- BRUN, A., 1971. — Application de la palynologie à l'étude dynamique du Massif volcanique du Mt Dore, *Thèse Doct. Univ. Paris, Arch. Orig. C.N.R.S.*, n° 5422.
- BRUNEAU DE MIRÉ, P. & QUÉZEL, P., 1959. — Sur quelques aspects de la flore résiduelle du Toussidé et les lappias volcaniques culminaux de l'Emi Koussi, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 50 : 126-145.
- BURKART, A., 1952. — *Las Leguminosas argentinas, silvestres y cultivadas*, ed. 2, 569 p., Acme Agency, Buenos Aires.
- CAPURON, R., 1963. — Contributions à l'étude de la flore de Madagascar (XI-XVI), *Adansonia*, ser. 2, 3 (3) : 373-400.
- CHANDLER, H. E. J., 1954. — Some upper Cretaceous and Eocene fruits from Egypt, *Bull. Brit. Mus.* : 147-187.

- CHANDLER, H. E. J., 1958. — Angiosperm fruits from the Lower Cretaceous of France and Lower Eocene (London Clay) of Germany, *Ann. and Mag. Nat. Hist. London*: 354-358.
- CROIZAT, L., 1952. — *Manuel de Phytogéographie or an account of plant dispersal through the world*, 587 p., W. Kunk, The Hague.
- CRONQUIST, A., 1968. — *The evolution and classification of flowering plants*, 396 p., Nelson, London.
- DIETZ, R. S. & HOLDEN, J. G., 1970. — The breakup of Pangæa, *Sc. Am.* 223 : 30-41.
- DOYLE, J. A., 1969. — Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance, *Journ. Arnold Arb.* 50 : 1-35.
- DOYLE, J. A. & HICKEY, L. J., 1976. — Pollen and Leaves from the Mid-Cretaceous Potomac group and their bearing on early Angiosperm Evolution. In *The origin and Early Evolution of the Angiosperms*, C. B. BECK (ed.), Columbia Univ. Press New-York: 139-206.
- DUCKE, A., 1949. — As Leguminosas da Amazônia brasileira, ed. 2, *Bol. Tec. I.A.N.*
- DUCKE, A., 1958. — Notas adicionais as Leguminosas da Amazônia brasileira, *Bol. Tec. I.A.N.* 18.
- DU TOIT, A. L., 1937. — *Our wandering continents. An hypothesis of continental drifting*, 366 p., Edinburgh.
- GOOD, A. D., 1964. — *The geography of the flowering plants*, 158 p., Longman's London.
- GUINET, P. & SALARD, M., 1975. — Grains de pollen du Tertiaire au Cameroun pouvant être rapportés aux Mimosacées, *Boissiera*: 21-28.
- GUYOT, A. L., 1948. — *Genèse de la flore terrestre*, 136 p., Presses Univ. France, Paris.
- HUTCHINSON, J., 1959. — *The Families of Flowering plants*, ed. 2, 2 vol., 792 p., Oxford Press.
- ILDEFONSE, J. P., SUC, J. P. & VERNET, J. L., 1976. — Une flore nouvelle, pollens et macrorestes, d'âge plio-pléistocène dans le sud des Grandes Causses, *C. R. Acad. Sc.*, ser. D, 282 : 699-702.
- JARDINÉ, S., DOERENKAMP, A. & BIENS, P., 1974. — *Dicheiropollis etruscus*, un pollen caractéristique du Crétacé inférieur afro-sudaméricain, *Sc. Géol. Bull.* 27 : 87-100.
- JARDINÉ, S., KIESER, G. & REYRE, Y., 1974. — L'individualisation progressive du continent africain vue à travers les données palynologiques de l'ère secondaire, *Sc. Géol. Bull.* 27 : 69-85.
- KALKMAN, C., 1966. — The Old World species of *Prunus* subg. *Laurocerasus* including those formerly referred to *Pygeum*, *Blumea* 13 (1) : 1-115.
- KEAY, R. W. J., 1958. — *Cesalpiniaceae*, in HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 1 (2) : 439-484.
- KERFOOT, O., 1971. — Sur les bois fossiles du Paléocène de Sessao (Niger), *Rev. Palaeobot. and Palyn.* 11 : 303-323.
- KERFOOT, O., 1973. — Sur une liane plio-quaternaire du Tchad, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* : 81-89.
- KERFOOT, O., 1975. — Origin and speciation of the Cupressaceae in Sub-Saharan Africa, *Boissiera* 24a : 145-150.
- KOENIGUER, J. C., 1968. — Présence d'une Euphorbiacée fossile dans le Sénonien supérieur du sud-Tunisien, *Palaeobot.* 16 : 170-176.
- KOENIGUER, J. C., 1969. — Sur quelques structures du Palmier du Mio-Pliocène de Libye, 94^e Congrès Nat. des Soc. Sav. : 175-189.
- KOENIGUER, J. C., 1972. — Bois fossiles de *Tamarix*, *Acacia*, *Retama* du Plio-quaternaire saharien, *C. R. Acad. Sc. Paris* 276 : 3069-3072.
- LEMOIGNE, J., 1975. — Paléoflores et Provinces paléofloristiques au cours des temps géologiques, *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 7, 17 (5) : 867-877.
- LÉONARD, J., 1952. — *Cynometreae* et *Amherstieae*, *Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi* 3 : 234-376.
- LÉONARD, J., 1957. — Tribu des *Cynometreae* et des *Amherstieae*, *Mém. Cl. Sc., Acad. Roy. Belg.* 30 (2).
- LOUVET, P., 1971. — *Sur l'évolution des flores tertiaires de l'Afrique Nord-équatoriale*, Thèse Doct. État, Univ. Paris, 497 p.
- LOUVET, P., 1974. — Sur trois bois fossiles du Tertiaire de Libye, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 121 (7-8) : 260-280.

- LOUVET, P., 1975 a. — La flore oligocène du Djebel Coquin (Libye), 95^e Congrès Nat. Soc. Sav. 3 : 79-96.
- LOUVET, P., 1975 b. — Sur deux espèces fossiles nouvelles de Lutétien supérieur de Libye, 95^e Congrès Nat. Soc. Sav. 3 : 43-58.
- MACKO, S., 1959. — Pollens grains and spores from Miocene brown coals in Lower Silesia. I. *Trav. Soc. Sci. et Lettres, Wrocław*, 176 p.
- MAGUIRE, B., 1970. — On the flora of the Guyana Highland, *Biotropica* : 85-100.
- MAC GINITIE, H. D., 1959. — The Eocene Green River flora of N-W Colorado and N-E Utah, *Univ. Publ. Calif. Geol.* 83 : 1-140.
- MELVILLE, R., 1975. — The distribution of Australian relict plants and its bearing on angiosperm evolution, *Bot. J. Linn. Soc.* 71 : 67-88.
- NOOTBOOM, H. P., 1975. — Revision of the Symplocaceæ of the old world, *Leiden Bot. Ser.* 1.
- PELLEGRIN, F., 1948. — Les Légumineuses du Gabon, *Mém. Inst. Et. Centrafr.* 1, 284 p.
- RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1972. — Plate tectonics and Australasian paleobiogeography, *Science* 176 : 1379-1386.
- RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm biogeography and past continental movements, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61 : 539-673.
- REID, E. M. & CHANDLER, H. E. J., 1933. — *The London Clay Flora*, British Museum, London, 561 p.
- REITSMA, T., 1970. — Pollen morphology of the Alangiaceæ, *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 10 (4) : 249-332.
- ROUBAULT, M., 1973. — *La dérive des continents*, Presses Univ. France, 150 p.
- SALAM SAYADI, 1974. — Les bois fossiles du Miocène de la région de Konkuteli (département d'Antalya, Turquie), *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 278 : 3067-3068.
- SALARD, M., 1974 a. — Grains de pollen tertiaires du Cameroun rapportés à la famille des Bombacacées, *Rev. Gen. Bot.* 81 : 359-367.
- SALARD, M., 1974 b. — Pollens tertiaires du Cameroun rapportés à la famille des Hippocratéacées, *Pollen et Spores* 16 : 499-506.
- SAUER, W., & EHRENOORFER, F., 1970. — *Osterr. Bot. Z.* : 118.
- SCHUSTER, 1972. — Continental movements "Wallace line" and Indo malayan-Australasian dispersal of land plants: some eclectic concepts, *Bot. Rev.* 38 : 3-86.
- SIMPSON, C. J., 1953. — *The major features of Evolution*, 434 p., Columbia Univ. Press. New-York.
- SMITH, A. C., 1970. — *The Pacific as a key to flowering plant history*, Univ. Hawai, Harold L. Lyon Arboretum Lecture 1, 26 p.
- SMITH, A. C., 1971. — An appraisal of the orders and families of primitive extant angiosperms, *Indian Bot. Soc. Golden Jubilee* 50A : 215-226.
- SMITH, A. C., 1973. — Angiosperm evolution and relationship of the floras of Africa and America, in B. J. MEGGERS, A. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH, *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative reviews* : 49-61 Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
- SOEPADMO, E., 1972. — Fagaceæ, *Flora Malesiana* 7.
- STEBBINS, G. L., 1950. — *Variation and Evolution in Plants*, Columbia Univ. Press, New-York, 643 p.
- STEENIS, C. G. G. J. VAN & VAN BALGOOY, 1966. — *Pacific Plant Areas* 2, suppl. 5.
- SUC, J. P., 1974. — Analyse pollinique de la brèche ossifère du Lazaret de Sete, Pleistocène inférieur, *Géol. médit.* : 105-110.
- TAKHTAJAN, A., 1969. — *Flowering plants. Origins and dispersal* (Traduct. C. JEFFREY), 310 p., Oliver and Boyd, Edinburgh.
- TARLING, D. H., 1972. — Another Gondwanaland, *Nature* 238 : 92-93.
- TESLENKO, A. V., GOLBERT, A. V. & POLIAKOVA, I. D., 1966. — The routes of dispersal of the most ancient angiosperms in western Siberia, *Bot. Zhurn.* : 801-804.
- VAKHRAMEEV, V. A., 1964. — Jurassic and early Cretaceous floras of Eurasia and the paleofloristic provinces of this period, *Trans. Geol. Inst. Akad. Sc. U.S.S.R.* 102 : 1-261.
- VAKHRAMEEV, V. A., 1966. — Jurassic floras of the U.S.S.R., *The Paleobotanist*: 118-123.
- VAN CAMPO, M., 1963. — Quelques réflexions sur les pollens de *Sindora*, *Grana palynologica* 4 (3) : 361-366.

- VAN CAMPO, M., 1975. — Pollen analyses in the Sahara, *South Meth. Univ. Press Dallas* : 45-64.
- WALKER, J. W., 1971. — Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the Annonaceae, *Contrib. Gray Herb.* 202 : 1-132.
- WEGENER, A., 1924. — *The origin of continents and oceans*, London.
- WOLFE, J. A., 1969. — Paleogene floras from the Gulf of Alaska regions, *U. S. Geol. Surv.*
- WOLFE, J. A., 1972. — An interpretation of Alaskan Tertiary floras in A. GRAHAM, *Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America* : 201-233, Elsevier Publ. Co., Amsterdam.
- WOLFE, J. A., 1975. — Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 264-79.
- WOLFE, J. A., DOYLE, J. A. & PAGE, V. M., 1975. — The bases of Angiosperm phylogeny: Fossil evidence, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 62 : 801-824.